

На правах рукописи



Фардеева Марина Борисовна

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ
СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ, ДИНАМИКА
И МОНИТОРИНГ**

03.02.01 – ботаника

03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ

Диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Казань – 2014

Работа выполнена на кафедре общей экологии Института экологии и географии ФГАОУВПО «Казанский (Приволжский) федеральный университет»

Научный консультант: доктор биологических наук, профессор,
засл. работник высшей школы РФ
Рогова Татьяна Владимировна
Казанский (Приволжский) федеральный
университет, г. Казань

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор,
зав. лаб. дикорастущей флоры и
интродукции травянистых растений
Абрамова Лариса Михайловна
Ботанический сад-институт УНЦ РАН,
г. Уфа

доктор биологических наук, ведущий науч-
ный сотрудник
Коломейцева Галина Леонидовна
Главный ботанический сад им. Н.В.
Цицина РАН, г. Москва

доктор биологических наук, профессор,
зав. каф. ботаники и экологии растений
Баранова Ольга Германовна
Удмуртский государственный университет
г. Ижевск

Ведущая организация: Институт экологии Волжского бассейна РАН,
г. Тольятти

Защита состоится «22» мая 2014 г. в 14.30 на заседании Диссертационного
совета ДМ 212.081.19 при ФГАОУВПО «Казанский (Приволжский) феде-
ральный университет» по адресу: 420008, Республика Татарстан, г. Казань,
ул. Кремлевская, д. 18.

Факс: (843) 238-71-21; (843) 231-52-40; e-mail: attestat.otdel@kpfu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке им. Н.И. Ло-
бачевского ФГАОУВПО «Казанский (Приволжский) федеральный универси-
тет» и на сайте www.kpfu.ru

Автореферат разослан «__» _____ 2014 г.

Учёный секретарь Диссертационного совета,
кандидат биологических наук, доцент

Зелеев Р.М.



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. В современных условиях антропогенной трансформации растительного покрова и ландшафтов в целом остро встаёт проблема сохранения природных функций экосистем, обеспечивающих жизненно важные условия существования человека. Практическое решение этой проблемы требует понимания закономерностей организации природных сообществ и образующих их популяций. Крайне важным является понимание экологических механизмов, обеспечивающих устойчивость популяций к природным катастрофическим и антропогенным воздействиям. При такой постановке вопроса из всего разнообразия видов региональной природной флоры, прежде всего, необходимо исследование ключевых видов (ценозообразователей), определяющих специфику состава и структуры экосистем и редких видов, разнообразие которых обеспечивает устойчивое функционирование сообщества. Для понимания устойчивости экосистем не менее важным являются знания о популяционной стратегии видов и их адаптациях к меняющимся условиям среды. Изучение адаптационных возможностей разных жизненных форм растений раскрывает механизмы освоения ими экологического пространства и его устойчивого использования во времени.

В популяционных исследованиях менее изученным остается вопрос о закономерностях пространственной структуры популяций, которая характеризует размещение особей и их группировок в пространстве и является показателем жизнеспособности популяции в конкретном местообитании. Некоторые особенности пространственного распределения растений требуют применения специальных математических методов, позволяющих статистически подтвердить значимость выявленных закономерностей: (Cottam, 1957; Greig-Smith, 1961, 1967; Ripley, 1977; Getis et al., 1987; Wells & Cox, 1991; Haase, 1995; Adamowski, 1998; Gilman et al., 2000; Brzosko, 2002; Wiegand et al., 2004, 2007; Czarnecka, 2008; Dodd, 2011; Фрей, 1967; Василевич, 1969; Григорьева и др., 1977; Любарский 1976; Заугольнова, 1982, 1994; Плотников, 1979; Маслов, 1988; Смирнова и др., 1990; Уланова и др., 1989, 2005; Жукова и др., 2006; Грабарник, 2008; Ставрова, 2012 и др.).

Слабая изученность иерархической организованности популяционных систем в пространстве, необходимость выявления её многолетней динамики при мониторинговых исследованиях и решении практических задач восстановления нарушенного растительного покрова определили актуальность настоящей работы.

Цели и задачи исследования. Цель работы: выявить общие и специфические особенности пространственно-онтогенетической структуры популяций разных жизненных форм растений и её многолетней динамики.

В ходе исследования решались следующие задачи:

1. Определить подходы к изучению структурно-иерархических популяционных систем растений и их пространственно-онтогенетической динамики; разработать структуру и создать электронную популяционную базу данных по древесным и травянистым видам растений различных жизненных форм и стратегий.

2. Выявить закономерности пространственно-онтогенетической структуры популяций древесных и травянистых видов растений различных жизненных форм и стратегий.

3. Выявить особенности пространственно-онтогенетической структуры популяций редких видов растений в различных экологических условиях на примере разных жизненных форм орхидных.

4. Проанализировать данные многолетнего мониторинга пространственно-временной структуры популяций орхидных и показать диагностическое значение пространственно-онтогенетической структуры в оценке состояния популяций растений.

Основные положения, выносимые на защиту диссертации

1. Пространственно-онтогенетическая структура (ПОС) популяций растений представляет собой иерархическую систему пространственных мозаик (рисунков) разных онтогенетических групп. В нормальных популяциях специфика ПОС задается генеративными особями, достигшими морфоструктурной реализации жизненной формы вида в размерах элементарных демографических единиц (ЭДЕ), абиотическими факторами среды, внутривидовыми и межвидовыми отношениями растений в границах фитоценоза.

2. Пространственно-онтогенетическая структура видоспецифична, по аналогии с характерным онтогенетическим спектром (ХОС) соответствует биолого-экологическим особенностям вида, обеспечивая устойчивость, конкурентоспособность и выживаемость популяции. ПОС обладает широкими диагностическими возможностями и может быть использована при анализе популяций видов со сходным типом онтогенеза, биоморфы, стратегии, характером размножения и механизмом пространственного роста побегов.

3. В популяциях одноствольных деревьев моноцентрической биоморфы со стратегией *конкурентов* или *конкурент-толерантов* преобладает **случайный** тип пространственной структуры, определяемый внутривидовой конкуренцией зрелых генеративных особей; **контагиозный** тип пространственного распределения характерен для растений, находящихся в прегенеративной фазе развития, **смешанный** (континуально-дискретный) тип пространственного распределения особей взрослых деревьев обусловлен характером мезорельефа.

4. Для *стресс-толерантных* клубнеобразующих видов трав моноцентрической биоморфы характерен **контагиозно-случайный** тип распределения с формированием случайно расположенных дискретно-континуальных агрега-

ций. *Конкурентно-толерантным* и *стресс-толерантным* корневищным видам трав моно- и неявнополицентрической жизненной формы присущ **случайный и смешанный** (континуально-дискретный) типы распределения, при котором микролокусы пониженной плотности со случайным пространственным распределением и низкой внутривидовой конкуренцией образуют агрегации, границы которых обусловлены гетерогенностью среды.

5. Динамика популяций орхидных имеет флуктуационный и направленный характер, определяемый сукцессиями фитоценозов. Для клубнеобразующих видов орхидей флуктуационная динамика пространственного рисунка популяции определяется «миграциями» особей в благоприятные микролокусы за счёт семенного размножения, и является естественным компенсаторным механизмом их устойчивости. Динамика популяций корневищных видов орхидей в большей степени определяется характеристиками и стабильностью экотопов; растения удерживают занятое экологическое пространство, активизируя вегетативное или семенное размножение, что является механизмом их устойчивости.

Научная новизна и теоретическая значимость работы. Впервые предложен алгоритм пространственно-временных исследований популяций и создана электронная база данных популяционно-онтогенетической структуры древесных и травянистых растений. Для популяционных исследований растений предложено понятие – *пространственно-онтогенетическая структура* (ПОС), которое следует рассматривать как значимый диагностический параметр при мониторинге популяций. Обоснованы признаки ПОС изученных видов растений, которые целесообразно использовать при однократных и многократных исследованиях популяций для определения их состояния.

Использование $K(r)$ функции Рипли (Ripley, 1976; 1977) и парной корреляционной функции (PCF) (Wiegand et al., 2004) позволило статистически достоверно выявить общие и специфические закономерности пространственного размещения онтогенетических групп в популяциях древесных и травянистых растений разных жизненных форм в размерах ЭДЕ, которые могут применяться и для пространственного анализа других элементов популяции (виталитетных, половых, биоморфологических групп и др.).

Впервые детально проанализирована динамика ПОС за 6-летний период в ценопопуляциях (ЦП) *Pinus sylvestris* L. и *Picea × fennica* (Regel) Kom. и за 5-20-летний период в ЦП редких видов орхидных в оптимальных и пессимальных условиях произрастания, и изучено прямое и опосредованное влияние климата на динамику их популяционных параметров.

Впервые достоверно определены размеры ЭДЕ для 11 видов орхидных. Составлены ключи и диагнозы определения онтогенетических групп и протокормов *Liparis loeselii* (L.) Rich. Выявлены региональные особенности популяций 11 видов орхидных Республики Татарстан (РТ): их семенная про-

дуктивность, плодообразование, соотношение здоровых/недоразвитых семян/зародышей, их морфометрические характеристики. Построены карты количественной оценки численности в популяциях орхидных с оценкой их состояния на территории РТ.

Практическая значимость работы: Создана электронная база данных по популяциям древесных и травянистых растений (Сертификат государственной регистрации базы данных № 2013620622 «Пространственно-онтогенетическая структура популяций растений», Фардеева, Чижикова, Рогова, 2013). Накопленная в базе данных информация имеет важное практическое значение для прогнозирования состояния популяций и моделирования популяционных систем. Результаты работы являются основой лекционных и практических курсов по экологии, используются в учебных пособиях «Онтогенетический атлас лекарственных растений» (Йошкар-Ола, 2000, 2002, 2004, 2011), «Полевая практика по ботанике» (Казань, 2009), в работах над проектами: «Инвентаризация флоры РТ» (1997-1999 гг.); «Ведение Красной книги РТ (сосудистые растения)» (2005, 2006); «Разработка научных и организационных основ лесовосстановления на деградированных землях, исключённых из сельскохозяйственного использования» (2006); «Определение природных участков для восстановления численности объектов животного и растительного мира, занесённых в Красную книгу РТ (2007); «Издание атласа сосудистых растений РТ» (2008); при разработке бюджетной темы КФУ №12-45 «Оценка и прогноз динамики лесовозобновления и продуктивности лесных экосистем регионального уровня» (2012-2014).

Апробация работы: Основные результаты работы были доложены на I, II, III и IV Всероссийских конференциях «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-ола, 2004, 2006, 2010; Пущино, 2008), на международных конференциях по популяционной экологии растений, посвящённых памяти А.А. Уранова (Пущино, 1985; Кострома, 1996, 2011), на международных конференциях «Охрана и культивирование орхидей», «Сохранение биоразнообразия орхидных (Львов, 1995; Краснодар, 1998; Тверь, 2007; Санкт-Петербург, 2011), на III, V и VII Всероссийских популяционных семинарах (Йошкар-Ола, 2001; Казань, 2001; Сыктывкар, 2004), на научной конференции «Флористические исследования в Центральной России» (Москва, 1995), на международной конференции, посвящённой 200-летию Казанской ботанической школы (Казань, 2006), на Всероссийских конференциях, посвящённых экологическим проблемам Поволжья (Саранск, 1999; Ульяновск, 1999; Набережные Челны, 2001; Казань, 2002, 2003, 2009; 2013; Чебоксары, 2005), на Всероссийских конференциях «Окружающая среда и устойчивое развитие регионов: новые методы и технологии исследований» (Казань, 2005; 2009; 2013), на V Любимцевских чтениях «Теоретические проблемы экологии и эволюции» (Тольятти, 2010), на Всероссийских конференциях «Биологиче-

ские системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования» (Нижний Тагил, 2010), «Раритеты флоры Волжского бассейна», XIII Ботанический съезд (Тольятти, 2012, 2013) и «Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий» (Екатеринбург, 2012), на I, II, III, V и VI региональных конференциях «Актуальные экологические проблемы РТ» (Казань, 1994, 1996, 1998, 2003, 2004) и «Особо охраняемые территории РТ» (Казань, 1995, 2002), на II национальной конференции ЭКОМАТМОД (Пушино, 2011), а также на «XVII International Workshop European Vegetation Survey. Using phytosociological data to address ecological questions» (Brno, 2008) и «International Orchid Conservation Congress» (Тверь, 2007; Чехия, 2011).

Личный вклад автора: Автором самостоятельно выполнено определение целей, задач, обоснование алгоритма исследований, проанализирован литературный, гербарный и полевой материал, проведён статистический анализ, создана электронная база популяционных данных. Диссертационная работа является обобщением 22-летних полевых исследований популяций орхидных и 10-летних исследований древесных растений, что обосновано научным направлением кафедры общей экологии КФУ.

Публикации. По теме диссертации опубликовано более 60 печатных работ, в том числе разделы и очерки в 3-х коллективных монографиях (в соавторстве), 13 статей в российских рецензируемых научных журналах из перечня ВАК, 35 в материалах отечественных и международных конференций.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 глав, выводов и приложения. Список цитируемой литературы включает 494 наименований, из них 112 на иностранных языках. Всего в диссертации 352 стр., 90 рисунков, 32 таблицы, в приложении – 98 таблиц и рисунков, 25 карт.

Благодарности: Автор благодарит весь коллектив кафедры общей экологии КФУ за интерес и поддержку в исследованиях и полевых экспедициях. Выражает глубочайшую признательность своему научному руководителю, консультанту проф. Роговой Т.В.. Выражает искреннюю благодарность доц. каф. моделирования экосистем КФУ Н.А. Чижиковой за программное обеспечение, помощь в структурировании популяционной базы данных, соавтора моих исследований и статей и проф. А.А. Савельева за консультации в выборе математических методов пространственного анализа. Автор благодарит доц. В.Е. Прохорова и к.б.н. О.В. Бакина за консультации, проверку определения некоторых видов растений и ценные замечания. Глубокую благодарность выражает М.Г. Вахрамеевой, к.б.н., вед. н. сотр. каф. геоботаники МГУ за консультации по биологии и экологии орхидных. Автор благодарит аспирантов Н.В. Саидову и Г.Р. Исламову и дипломников за помощь в картировании.

Глава 1. Структурированность популяций в пространственно-временном контексте и методы её изучения

В главе дается краткий обзор популяционных методов анализа пространственной структуры, проводятся параллели между некоторыми методами анализа пространственной структуры популяций, применяемыми в российской и западной научной практике.

Неоднородность среды, характеризующаяся как иерархический ряд хорологических ландшафтных единиц от микросайта до макрохоры (по Zonneveld, 1972) или от геосистем уровня фации и урочища до ландшафта (Сочава, 1978; 1979) в значительной степени определяет и неравномерность распределения видовых популяций в занятом пространстве. В соответствии с "концепцией иерархического континуума" (Collins, Glenn, 1995), растительность следует рассматривать как мозаику популяционных систем входящих в него видов (The mosaic..., 1991; Заугольнова, 1994, 1999; Смирнова и др., 1993, 2008; Рогова и др., 2008). С позиций популяционной парадигмы определение минимальных площадей биоценозов и условное установление границ между ними возможно проводить на основе популяционных параметров средообразующих видов и основываться на детальном изучении пространственной структуры популяций растений и животных (Watt, 1947; Whittaker, 1953, 1977; Восточно-европейские..., 2004). Для этого предлагается определение границ элементарных популяций или элементарно-демографических единиц – ЭДЕ (Смирнова, 1987; Заугольнова, 1994) характеризующихся размерами занимаемого пространства и длительностью оборота поколений.

Границы выделяемых элементов чаще при этом могут быть континуальными, что и определяет объективную трудность их выделения. Ландшафтно-экологический анализ пространственно-временной динамики видовых популяций и его результаты зависят от масштаба размерности соответствующего объекта исследования (Розенберг и др., 2007), рассмотрение сложных иерархических популяционных систем проводится на основе современного системного подхода (Bertalanffy, 1968). Масштаб пространства метапопуляции рассматривается в объеме ландшафтных районов, локальные популяции определяются в объеме урочищ, ценопопуляции – в границах фитоценоза в пределах фации, а ценопопуляционные локусы в объеме микросайта (табл. 1). Пространственно-онтогенетическая структура на уровне ценопопуляционного локуса в границах микросайта (Zev Naveh, A.S. Lieberman, 1984, Рогова и др., 2008) рассматривается как микроструктура, а пространственная структура ЦП в границах фации – как макроструктура ЦП. Метапопуляция (Levins, 1970; Хански, 2010) понимается как совокупность субпопуляций (локальных популяций), единство метапопуляции поддерживается обменом особями-мигрантами (в случае растений, обменом диаспорами).

Таблица 1.

Характеристики и направления исследований пространственно-временной динамики структурно-иерархических популяционных систем

Структурно-иерархические единицы	Масштаб пространства и характер границ	Факторы, определяющие пространственную неоднородность	Масштаб временной динамики	Направления исследований
Микролокус (ценопопуляционный локус I порядка)	Микросайт > 1 м ² (в радиусе 0.25 – 1.5 м) – дискретный	Жизненная форма, биологические особенности размножения, внутривидовая конкуренция	Сезонно-флуктуационный	Изучение пространственно-онтогенетической структуры
Ценопопуляционный локус II порядка	Микросайт > 10 м ² – континуально-дискретный	Гетерогенность среды, внутривидовая конкуренция	Сезонно-флуктуационный	Изучение пространственно-онтогенетической, пространственно-витальной и пространственно-половой структуры
Ценопопуляция	Фация > 100 м ² – континуальный	Гетерогенность среды, межвидовая конкуренция	Онтогенетический	Изучение пространственно-возрастных механизмов популяционной устойчивости
Популяция	Урочище > 1 га – дискретный	Гетерогенность среды (рельеф, почвенные условия)	Онтогенетический	Изучение пространственно-временной динамики в разных экологических и физико-географических условиях
Метапопуляция	Ландшафт > 1 км ² – континуальный	Континуальность среды (климатические факторы – тепло и влажность)	Сукцессионный (50 – 100 лет и более)	Изучение пространственно-временной динамики в разных условиях природопользования и разработка природоохранных мероприятий

Пространственная структура ЦП рассматривается в двух аспектах: функциональном и геометрическом; в работе, в большей степени, рассматривается последний – пространственное размещение разных онтогенетических групп в горизонтальном пространстве. Предполагается, что определённый пространственный рисунок является важным адаптивным признаком популяции к условиям окружающей среды, в основе которого лежат биологические особенности вида, проявляющиеся в структуре жизненных форм и типе размножения, реализованные в конкретном экотопе в виде ценопопуляционных локусов I порядка. Жизненной формой определяется пространственное размещение особей в ценопопуляционных локусах небольшого размера, составляющих ЦП. Изменение характерного для жизненной формы типа пространственной структуры разных онтогенетических групп и нарушение их взаимного распределения в ценопопуляционных локусах, является диагностическим признаком состояния для мониторинга популяций.

При выделении однородных скоплений (ценопопуляционных локусов) высокой и низкой плотности особей предполагается, что в основе неоднородности лежат условия среды и внутривидовые явления (Pélissier, Goreaud, 2001). Исследования пространственной структуры популяции с учетом онтогенетических групп или групп, выделенных по какому-либо другому признаку (половому, виталитетному), позволяют выявить их распределение, специфику их взаимоотношений, способствующих устойчивости популяции. Под *пространственно-онтогенетической* структурой ценопопуляции нами понимается иерархическая система пространств распределения онтогенетических групп, специфика которой обусловлена морфоструктурой жизненной формы вида, способом размножения, внутривидовыми и межвидовыми отношениями и абиотическими условиями среды. В пределах микросайта пространственная структура ЦП определяется на уровне ценопопуляционного локуса I порядка эндогенными факторами, т.е. особенностями роста, размножения, онтогенетическим состоянием; на уровне ценопопуляционного локуса II порядка – внутривидовой конкуренцией и гетерогенностью среды. Характер границ популяционных локусов чаще дискретный или континуально-дискретный. На уровне ценоза, соответствующего географическому пространству фации, пространственная структура ЦП в значительной степени, зависит от абиотических условий среды и межвидовых отношений и чаще имеет континуальный характер границ. Определённое пространственное расположение особей разных онтогенетических групп, очевидно, способствует более эффективному использованию среды обитания, снижает внутривидовую конкуренцию и укрепляет позиции видовой популяции в занятом экологическом пространстве. Пространственно-онтогенетическая структура природных популяций, складывающаяся из пространственных элементов низших иерархических единиц (микролокусов), на ландшафтном уровне в гетерогенных условиях экотопов, определяемых как природным, так и антропогенным воздействием, описывается пространственно-временной структурой метапопуляции.

Для анализа пространственно-онтогенетической структуры предлагается использовать метод построения карт плотностей с помощью радиальной функции и оценки масштабов неоднородности – с помощью функции Рипли (Ripley, 1976; Bessag, 1977) и парной корреляционной функции (PCF), которая пропорциональна среднему числу особей, встречающихся на расстоянии r , от случайно выбранной особи (Wiegand et al., 2004, 2007). Для проведения подобных исследований целесообразно создание популяционной базы данных, накапливающей информацию о состоянии и динамике онтогенетических групп в ЦП, и позволяющей обрабатывать большие массивы полевых материалов с использованием современных методов статистики.

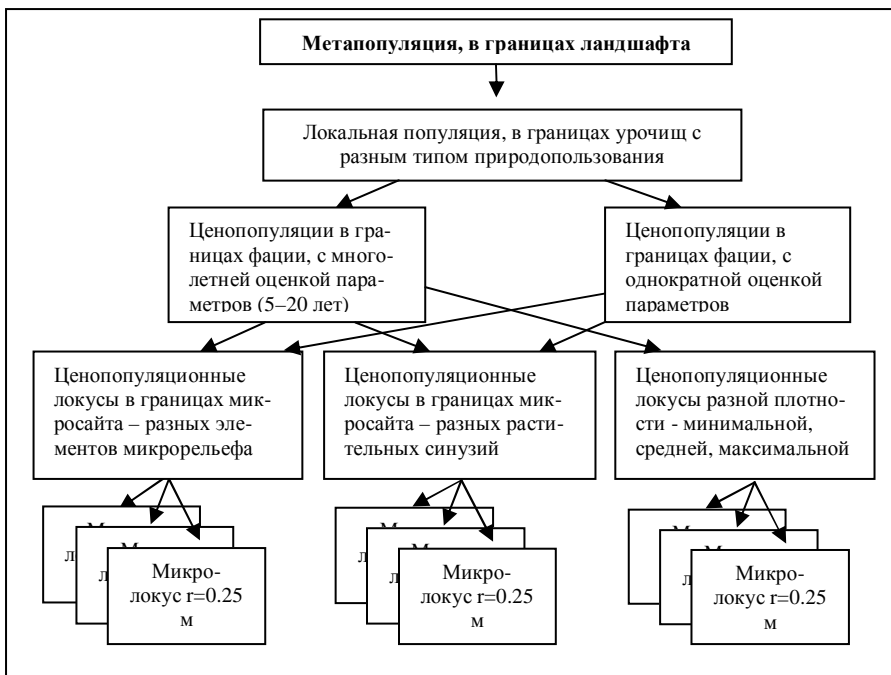


Рисунок 1. Алгоритм популяционных исследований.

Алгоритм пространственно-временных исследований популяций представлен на рисунке 1. На его основе возможно изучение популяций растений разных жизненных форм, находящихся в разных экологических условиях, на участках различного антропогенного воздействия. Пространственно-онтогенетический анализ ценопопуляций при картировании позволяет выявить общие закономерности пространственного распределения онтогенетических групп, их взаиморасположения относительно друг друга и определить специфику структуры популяций растений разных жизненных форм.

Глава 2. Природная характеристика районов исследования

В физико-географическом очерке характеризуются растительные формации и ведущие экологические факторы (рельеф, почва, климат и воздействие человека), которые определяют современный облик природных ландшафтов Республики Татарстан. По территории РТ проходят границы крупных единиц районирования практически по всем основным ландшафтообразующим компонентам (Почвоведение..., 1988; Растительность..., 1980; Бакин, Рогова и др., 2000). Территория республики уникальна тем, что является местом контакта трёх ботанико-географических зон – подтаежных широколиственно-еловых лесов, широколиственных лесов и луговых степей; в соответствии с почвенно-географическим районированием проходит граница между боре-

альным и суббореальным почвенным поясом, в широтном направлении здесь проходит изолиния гидротермического коэффициента теплого времени года, равного единице, делящего территорию по климатическим условиям на достаточно увлажненную и более холодную лесную зону, и лесостепную, испытывающую дефицит увлажнения (Атлас..., 2005).

Глава 3. Объекты и методы исследований

Объектами исследований были ценозоообразователи хвойно-широколиственных лесов, одноствольные деревья – *Picea × fennica* (Regel) Kom., *Pinus sylvestris* L.; многолетние травы: кистекорневой-коротkokорневищный – *Adonis vernalis* L.; коротkokорневищные – *Cypripedium calceolus* L., *Epipactis atrorubens* (Hoffm.ex Bernh.) Bess., *E. helleborine* (L.) Crantz, *Cephalanthera rubra* (L.) Rich.; корневищный многолетник с надземным побеговым клубнем – *Liparis loeselii* (L.) Rich.; клубнеобразующие многолетники – *Corydalis solida* (L.) Clairv., *Orchis militaris* L., *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. В качестве модельных видов для отработки метода пространственного анализа использовались *C. solida* и *A. vernalis*, сходные по типу жизненной формы, стратегии и онтогенезу с некоторыми редкими видами орхидей. В целом, основой работы являлись многолетние исследования видов орхидных с 1988 по 2012 гг.

В работе использовались общепринятые геоботанические методы, оценка антропогенного воздействия выполнялась на основе индекса синантропизации сообществ (Ильминских, 1992). Для характеристики местообитаний редких видов орхидей использовались шкалы Е. Ландольта (Landolt, 1961) и Д.Н. Цыганова (1983), также определялись потенциальная и реализованная экологические валентности видов, коэффициент экологической эффективности использования среды в местах их произрастания (Жукова и др., 2010).

На основе гербарных материалов КФУ, МГУ и БИН РАН, литературных источников и маршрутных описаний составлялась картотека известных местообитаний произрастания видов орхидных в РТ, послужившая основой составления карт их распространения за период более 100 лет.

Использовались общепринятые популяционно-онтогенетические методы с определением основных популяционных параметров: общая численность и число особей каждого онтогенетического состояния; плотность в ценопопуляционных локусах и в ЦП; онтогенетическая структура и типы спектров, на основе сравнения которых с *характерными* спектрами биоморф (Заугольнова, 1994) определяли оптимальное, пессимальное и критическое состояние популяций; рассчитывались индексы восстановления, замещения, коэффициенты возрастности (Ценопопуляции..., 1976; Жукова, 1995) и эффективности (Животовский, 2001); определялись морфометрические признаки вегетативных и репродуктивных органов редких орхидей (длина стебля, кисти; длина, ширина, площадь листьев; число цветков, плодов, размерность здоро-

вых/недоразвитых семян/зародыша, их соотношения). Определялся размер элементарно-демографической единицы – ЭДЕ (Смирнова и др., 1990; Заугольнова, 1994). Онтогенетические группы видов определялись на основе собственных исследований и изученных онтогенезов (Онтогенетический атлас..., 1997 – 2011 гг., Биологическая флора..., 1976-2008; Диагнозы..., 1983, 1989).

Для определения достоверности результатов использовались статистические методы; для некоторых видов определялся коэффициент дисперсии (Грейг-Смит, 1967) и коэффициент дискретности (Василевич, 1969). Для характеристики точечных паттернов (point pattern) индивидов растений и их групп, у которых определены местоположения, использован метод построения К-функции Рипли (Ripley, 1976; Ripley, 1977). По отклонению значений $K(r)$, вычисленных на исследуемой точечной мозаике, от значений $K_{CSR}(r)$, ожидаемых при пространственной случайности, судят о пространственной кластеризации или регулярности наблюдаемого расположения особей для данного радиуса. Превышение функции $K(r)$ над $K_{CSR}(r)$ свидетельствует о стремлении особей образовывать скопления, если кривая функции $K(r)$ проходит ниже значений $K_{CSR}(r)$, то это свидетельствует о регулярности расположения точек, или их разрежении. Для уточнения размеров скоплений использовалась также парная корреляционная функция (PCF), вычисляемая на основе К-функции Рипли (Wiegand, Moloney, 2004). К-функция Рипли и PCF вычислялись в среде R с помощью пакета SPATSTAT (Baddeley, Turner, 2005). Для визуального анализа неоднородностей пространственного распределения особей использовалось построение карт плотностей особей с помощью метода «скользящего окна» (moving window) (Bailey, Gatrell, 1995) на основе ядерных функций (kernel function) (Silverman, 1986; Scott, 1992).

Для изучения пространственной структуры проводилось картирование особей на учётных площадках: для травянистых растений размером 10-400 м² (М.1: 20), было закартировано более 200 учётных площадок; для древесных видов закладывалось 20 учётных площадок площадью 2500 м² (М.1: 50). Проводилось однократное и многократное картирование ЦП, в среднем для каждого вида картировались 10-20 ЦП. Для изучения популяционной организации деревьев был заложен геоботанический профиль протяжённостью 3 км в Волжско-Камском государственном природном биосферном заповеднике (ВКГПБЗ), в лесопарке «Лебяжье» – протяжённостью 4 км.

В популяциях деревьев, раннецветущих многолетних трав и клубнеобразующих орхидей счётными единицами исследований были особи разных онтогенетических групп; в популяциях корневищных видов орхидей в качестве счётной единицы использовали побег, также выделяли куртины у *Cypripedium calceolus*, учитывался их диаметр и число побегов в них.

Для исследований пространственно-онтогенетической структуры и динамики популяций была создана популяционная электронная база данных (свидетельство о регистрации 2013620622, Фардеева, Чижикова, Рогова, 2013). На основе базы данных для территории РТ составлялись карты: численности и

состояния ЦП орхидных РТ (М. 1: 500000), по методике К. Урбанска (Urban-ska, Landolt, 1990); электронные карты-схемы учетных площадок с координатной привязкой особей ЦП (М. 1: 20) и карты «популяционных полей» с учётом плотности (Любарский, 1976).

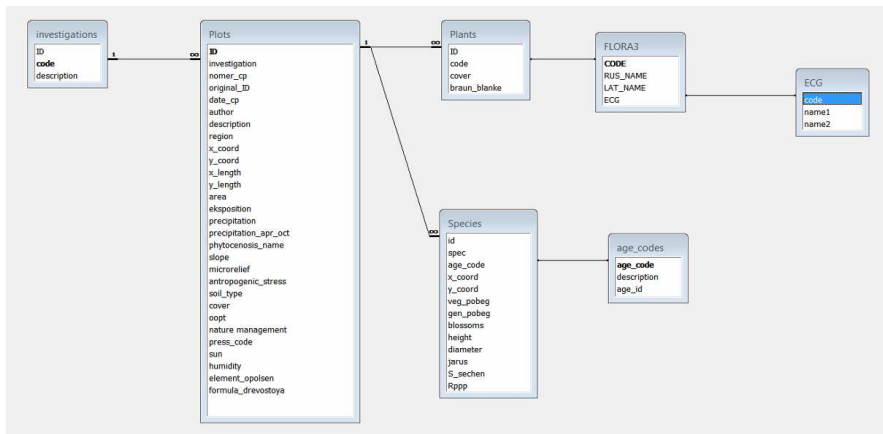


Рисунок 2. Структура базы данных.

Состав базы данных и связи между блоками представлены на рисунке 2. Таблица **plots** содержит описания закартированных популяций. Таблица **plants** содержит списки видов растений сообществ, в которых изучена популяция. Таблица **species** содержит координаты и описательную онтогенетическую и морфометрическую информацию для особей вида изучаемой популяции на закартированных площадках. Таблица **age_codes** – справочник содержит информацию об онтогенетических группах растений. Таблица **ecg** – справочник содержит названия эколого-ценотических групп видов растений. Таблица **investigations** содержит код спецификации исследовательской задачи и ключевой популяции на площадке. Также в состав базы данных входит таблица **FLORA3**, содержащая словарь видов (латинские, русские названия), взятая из электронной базы данных «ФЛОРА», свидетельство о регистрации 2010620050 (Прохоров, Рогова, 2011).

Глава 4 Особенности пространственно-онтогенетической структуры популяций растений разных жизненных форм (ЖФ)

Предпринимая исследования пространственной структуры популяций, мы пытались ответить на следующие вопросы: 1) какова первичная причина рисунка пространственного размещения тех или иных элементов ЦП – биолого-экологические особенности видов и их ЖФ или эколого-фитоценотические особенности местообитаний? 2) каково соотношение этих причин, и в каких

масштабах пространства будет превалировать та или иная причина? 3) как распределяются в пространстве разные онтогенетические группы, какие из них являются основой пространственного «рисунка», необходимого для снижения внутривидовой и межвидовой конкуренции и удержания занятой ЦП территории?

Особенности ЖФ растений. Для понимания пространственного распределения особей в ЦП принимаются во внимание следующие признаки организма: пространственная структура тела растения, размеры, положение, характер и интенсивность нарастания побеговой сферы, продолжительность жизни растения и отдельных онтогенетических этапов, длительность жизни модулей разного порядка и длительность сохранения меристематической активности (Серебряков, 1962, 1964; Смирнова и др., 1976; Гатцук, 1985; Заугольнова, 1994; Жукова, 1995). В результате выделяются моноцентрические, явнополицентрические и неявнополицентрические ЖФ или биоморфы, либо моно-, поли и ацентрические биоморфы (Шорина, 1981), что обусловлено определением центров разрастания (корней, побегов), их числом, размерностью и выраженностью.

Структура, стабильность либо динамичность ЖФ в разных эколого-фитоценологических условиях обусловлены жизненной стратегией видов. Существуют различные подходы к выделению стратегий растений (Раменский, 1938, 1971; Grime, 1979; Grime et. al., 1988; Пианке, 1981; Уиттекер, 1980); большая часть растений обладает переходными вторичными стратегиями (конкурент-толерантный, конкурент-реактивный, толерант-реактивный и др.) с преобладанием К- либо г- составляющей в стратегии поведения.

Анализ пространственной структуры модельных видов травянистых растений с простым онтогенезом. Первичный пространственный анализ ЦП проводился на основе определения коэффициента дисперсии (Грейг-Смит, 1967) и коэффициента дискретности с заложением трансект (Василевич, 1969; Григорьева и др., 1977), на примере ЦП модельных видов с простым онтогенезом – *Corydalis solida* и *Neottianthe cucullata*.

На основе разной ширины трансект и визуально выделяемых агрегаций выявлен контактиозный характер размещения всей совокупности особей *C. solida* и *N. cucullata* в пространстве: в ЦП *C. solida* агрегации I и II порядков дискретны – степень дискретности (D_M) варьирует от 0,43-0,66 в липняках и до 1 в сложных сосняках; в ЦП *N. cucullata* степень дискретности скоплений больше, D_M варьирует от 0,98 до 1. Коэффициент дисперсии всегда > 1 .

В зональных широколиственных лесах *C. solida* проявляет себя как толерант-конкурентный или толерант-реактивный вид, а в пессимальных условиях зоны хвойно-широколиственных лесов – как стресс-толерантный. Онтогенетические и базовые спектры ЦП *C. solida* во всех изученных сообществах

однотипны – абсолютные максимумы приходятся на проростки, ювенильные и молодые генеративные особи, что говорит о хорошем возобновлении вида.

На основе использования $K(r)$ функции Рипли и парной корреляционной функции PCF статистически достоверно было выявлено, что пространственно-онтогенетическая структура ЦП *C. solida* в 90% случаев (из 22 ЦП) характеризуется группированием прегенеративных и генеративных особей и формированием скоплений разного радиуса – от 0,2 до 1,5 м (иногда до 3 м).

В целом пространственная макроструктура ЦП *C. solida* в различных фитоценозах зоны хвойно-широколиственных лесов имеет контактно-диффузный или дискретно-континуальный характер.

Можно предположить, что в неблагоприятных условиях срабатывает «эффект группы» – в скоплении растениям легче выжить в условиях межвидовой конкуренции со стороны бореально-неморального раннецветущего разнотравья. Независимо от характера природопользования, состояние ЦП *C. solida* ухудшается в условиях сложных сосняков, что обусловлено снижением освещенности, кислыми почвами, конкуренцией со стороны бореально-неморального или лесо-лугового разнотравья. Размер ЭДЕ у *C. solida* варьирует от 0,1 до 5,88 м² и увеличивается в менее благоприятных эколого-ценотических условиях, включая антропогенно нарушенные.

Пространственно-онтогенетическая структура ЦП травянистых растений со сложным онтогенезом и неполным омоложением. *Adonis vernalis* – кистекорневой-короткокорневищный вид, обладает сложным онтогенезом с неполным омоложением. На 7-8-й год жизни начинается процесс формирования куртины – молодые, зрелые и старые генеративные особи формируют куртины разного размера и формы. Вид отмечается как в зональных условиях лесостепных ландшафтов Закамья и Предволжья, так и в лесных ландшафтах Предкамья на хорошо прогреваемых склонах остепнённых и суходольных лугов, представляющих собой участки экстразональной растительности.

Значительная пространственная неоднородность плотности особей изученных ЦП *A. vernalis* выявлялась как при визуальном анализе в полевых условиях, так и на картах плотности. Помимо биологических особенностей вида (образование куртины), эту неоднородность во многом обуславливают четыре экологических фактора: рельеф, влажность субстрата, выпас скота и конкурентное давление со стороны других видов растений. Градиент влажности почвы создаёт клинальный рисунок неоднородности, выраженный в постепенном увеличении плотности с повышением влажности сверху вниз по склону. Особенно чётко это проявляется в ЦП *A. vernalis* в сухих степных сообществах, где влажность почвы является лимитирующим фактором. В условиях дефицита увлажнения локальная плотность особей, с преобладанием прегенеративных особей, выше в нижней части склона; в верхней части – преобладают дерновины генеративных особей, обладающие более высокой

устойчивостью и жизненностью (рис. 3; Б). В лесной зоне при высокой влажности в нижней части склонов и лучшей их прогреваемости в верхней происходит увеличение плотности всей совокупности особей ЦП снизу вверх. При этом генеративные особи вида концентрируются внизу (рис. 3; В).

Конкурентное давление других видов приводит к образованию в пространстве областей, в которых адонис практически отсутствует, либо плотность его очень мала (рис.3: В). Подобное распределение особенно выражено по склонам южных экспозиций в лесной зоне и в большей степени в лесостепных сообществах, в составе которых доминируют степные виды – *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*, *Centaurea ruthenica* и др. В пространственной структуре ЦП *A. vernalis* фактор конкуренции играет более важную роль, чем градиент влажности почвы. Таким образом, в разных типах растительных сообществ ЦП *A. vernalis* характеризуются разными пространственными закономерностями взаиморасположения особей.

В результате выпаса скота в местообитаниях *A. vernalis* пространственный рисунок его ЦП характеризуется выраженной агрегативностью особей. Устойчивыми к вытаптыванию и выеданию являются только большие куртины (рис. 3; А). Выраженность агрегаций и их размер зависят от интенсивности выпаса, а также от степени доступности для скота некоторых участков, что обусловлено характером рельефа. Одиночные побеги прегенеративной фракции ЦП *A. vernalis* вытаптываются скотом, попутно вытаптываются и другие виды трав, что ведёт к ослаблению их конкурентного давления и способствует разрастанию куртин генеративных особей, максимальный диаметр которых достигает 0,5 м.

Пространственному распределению прегенеративных особей *A. vernalis* свойственна наибольшая контагиозность. С одной стороны это связано с их жизненной формой, прегенеративные особи представлены одиночными побегами, конкуренция между ними ослаблена. С другой – их скопления образуются в наиболее благоприятных для прорастания семян и развития молодых онтогенетических групп местах. Радиус скоплений прегенеративных особей колеблется от 0,5 до 1 м, а расстояние между центрами скоплений составляет 1,5-2 м. Подобная пространственная структура выявлена во всех исследованных ЦП, при этом явной зависимости между характерным размером скоплений прегенеративных особей и зональными климатическими условиями, либо экспозиций склонов и воздействием выпаса скота не проявляется.

Для пространственного размещения генеративных особей *A. vernalis* характерно их расхождение на малые расстояния (до 0,5 м), что видно по значимым отрицательным отклонениям функций Рипли (рис. 3: б). Для распределения генеративных особей в ЦП *A. vernalis* более характерны *случайный* и *смешанный* типы пространственной структуры (рис.3:б-в). Куртины генеративных особей распределяются только случайно (рис.3: в), что отмечается в

40% ЦП. При этом, формирование вокруг генеративных особей областей пониженной плотности на малых расстояниях вызвано внутривидовой конкуренцией, а их случайное размещение на больших расстояниях обусловлено более или менее однородной и довольно благоприятной для вида средой; формирование же крупных скоплений вызвано мозаичностью условий местобитания (рис.3: б), которые ограничивают случайное распределение, и способствуют образованию агрегаций I и II порядка радиусом до 2,5 м и более. В 40% ЦП отмечается смешанный тип, крупные скопления в пространстве распределены случайно. В ЦП, приуроченных к климатически благоприятным лесостепным участкам, но с интенсивным выпасом скота, отмечается контактный тип пространственного размещения (рис.3: а, г).

При анализе взаиморасположения особей *A. vernalis* прегенеративного и генеративного онтогенетических состояний было выявлено 4 типа кросс-функции Рипли: 1) выраженное «отталкивание» особей либо стремление к разреживанию на расстоянии от 0,5 до 2 м – в 30% ЦП; 2) значимое «отталкивание» особей на расстоянии до 0,5 м, переходящее в случайное распределение, с образованием крупных агрегаций в радиусе 3 м – в 30% ЦП (рис.3: д); 3) случайное распределение – в 30% ЦП (рис.3: е); 4) значимые агрегации размером от 0,5 до 1,5 м отмечаются в 10% ЦП при сильном выпасе (рис.3: г). Прегенеративные и генеративные особи чаще стремятся к взаимному «отталкиванию» – формированию локусов пониженной плотности, что обусловлено внутривидовой конкуренцией. В радиусе 1,5-3 м особи распределяются случайно, а на большей площади радиусом 2-3,5 м образуются крупные скопления, т.е. неоднородность среды ограничивает случайное размещение.

В группировках прегенеративных и генеративных особей *A. vernalis* чаще встречается *смешанное* пространственное распределение. Размеры более или менее выраженных разновозрастных скоплений, которые можно считать элементарной демографической единицей популяции *A. vernalis*, варьируют от 12 до 25 м²; увеличение площади ЭДЕ отмечается при интенсивном выпасе скота. Крупные куртины генеративных особей в большей степени определяют рисунок пространственной структуры ЦП *A. vernalis* независимо от климатических условий растительных зон и типа природопользования.

В основе пространственного распределения особей разных онтогенетических групп и их взаиморасположения у травянистых многолетников лежат биологические особенности их жизненной формы, которая формирует пространственную микроструктуру популяции. Неоднородность микроусловий экотопа, фитоценотические и антропогенные факторы усложняют пространственную структуру ЦП на больших площадях.

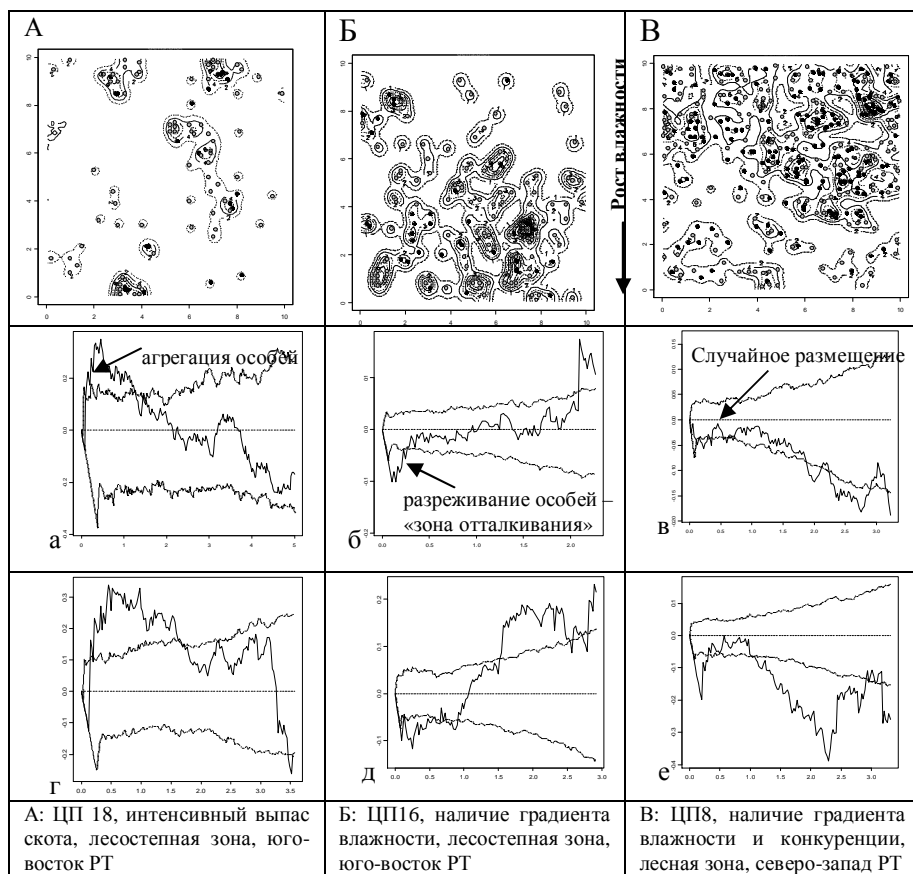


Рисунок 3. Карты-схемы плотности особей *A. vernalis* в различных местообитаниях: прегенеративные особи обозначены черными точками, генеративные – серыми. Типы поведения функций Рипли: **а-в** – размещение генеративных особей; **г-е** – взаиморасположение генеративных и прегенеративных особей; по оси «Y» – изменение функции, по оси «X» – радиусы скопления, в м.

Таким образом, можно выявить следующие закономерности в микро-структуре популяций травянистых многолетников: формирование случайного распределения особей в ЦП (как *C. solida*, так и *A. vernalis*) чаще обусловлено однородными, благоприятными микроусловиями местообитаний и иногда благоприятностью климатических факторов. В оптимальных условиях широколиственных лесов стресс-толерантный клубнеобразующий вид, *C. solida*, ведёт себя как конкурентно-толерантный вид, при этом ЦП характеризуется случайным типом пространственного размещения особей. В условиях хвой-

но-широколиственных сообществ *C. solida* чаще ведёт себя как стресс-толерантный вид. 90% изученных ЦП имеют здесь контактиозный характер пространственной структуры, причём в пессимальных местообитаниях с недостаточным освещением и интенсивной рекреацией резко уменьшается размер локусов повышенной плотности и увеличивается площадь ЭДЕ. Для конкурентно-толерантных корневищных видов (*A. vernalis*) в лугово-степных и степных сообществах, независимо от зональных условий, в 80% случаев преобладает случайное распределение особей; выраженное контактиозное распределение отмечается в местообитаниях с недостаточным влагообеспечением, интенсивным выпасом скота, что отмечено в 20% ЦП.

Пространственно-онтогенетическая структура ЦП древесных растений с простым онтогенезом. Из древесных видов, в качестве модельных объектов, были выбраны популяции *Pinus sylvestris* L. и *Picea × fennica* (Regel) Kom. в формациях хвойно-широколиственных лесов пригородной зоны и ВКГПБЗ. Территория лесопарка и заповедника приурочена к долинно-террасовому комплексу р. Волга, здесь распространены дерново-подзолистые песчаные, супесчаные и легкосуглинистые почвы и развиты сосново-широколиственные и сосновые насаждения с различной степенью участия в их составе ели (Бакин, Рогова и др., 2000).

На заложенных профилях *P. sylvestris* и *P. × fennica* отмечались в формациях хвойно-широколиственных лесов, последовательно расположенных по эколого-топографическому ряду. Используя экспресс-метод О. В. Смирновой (2002), основанный на оценке возрастной структуры и распределении видов деревьев по ярусам, определялось состояние ЦП деревьев и возможности их самоподдержания в различных сообществах (табл.2).

P. sylvestris в лишайново-мшистых вейниковых сосняках, как в заповеднике, так и в лесопарке присутствует во всех ярусах, ЦП являются устойчивыми, нормальными и полночленными. В пониженных участках рельефа, как на рекреационной территории (в сложных сосняках с липой и берёзой, возникших в результате деградации елово-сосново-широколиственных лесов), так и на территории заповедника (в сосняках с елью и липой), в травяном ярусе (С) отсутствуют проростки сосны. Процесс возобновления сосны нарушен из-за недостатка света, положение вида здесь неустойчивое. В возрастном спектре *P. sylvestris* в основном преобладают генеративные особи, только в популяциях лесопарка и заповедника в сообществах сосняков свежих и сухих отмечены все прегенеративные особи (р; j; im, v), однако везде отсутствуют постгенеративные группы.

В сосново-еловых и сосново-елово-широколиственных зеленомошных лесах и в сосняках вейниковых на заповедной территории *P. × fennica* присутствуют во всех ярусах, за исключением яруса А1. ЦП нормальные и полночленные; здесь ель является основным содоминантом сосны.

Таблица 2

Поярусное распределение онтогенетических групп деревьев в формациях хвойно-широколиственных лесов (2004 – 2010 гг.)

2004/ 1-2010 гг.	Виды	формации			
		Ельники с липой и сосной	Сосняки с елью и липой	Сосняки	Сосняки с липой и липняки с сосной и березой
Заповедник	<i>Pinus sylvestris</i>	A1	A1, A2, B2	A1, A2, B1, B2, C2	—
	<i>Picea × fennica</i>	A1, A2, B1, B2, C1	A2, B1, B2, C1, C2	A2 (единично), B1, B2, C1	—
	<i>Tilia cordata</i>	A2, B1, B2, C1, C2	A2, B1, B2, C1, C2	B2, C1	—
	<i>Betula pendula</i>	A2	A2, B1, B2, C1	A2, B1, C1, C2	—
	<i>Quercus robur</i>	—	B2, C1, C2	B2, C1, C2	—
	<i>Pinus sylvestris</i>	—	A1	A1, A2, B1, B2, C1, C2	A1, A2, B1, B2
Лесопарк	<i>Picea fennica</i>	—	A1, C2	—	—
	<i>Tilia cordata</i>		B2, C1	B2, C1	A2, B1, B2, C1, C2
	<i>Betula pendula</i>		A2, B1, B2	B2, C1	A1, A2, B1, B2, C1
	<i>Quercus robur</i>		B2, C1, C2	B2, C1, C2	B2, C1
	<i>Pinus sylvestris</i>	—	A1	A1, A2, B1, B2, C1, C2	A1, A2, B1, B2
	<i>Picea fennica</i>	—	A1, C2	—	—

Примечание: в 2010 г., в результате летней засухи прегенеративные особи (ювенильные и имматурные 1) *Pinus sylvestris* и *Picea fennica*, присутствовавшие в ярусе С в 2004 г., 2009 г., отсутствуют, что отражено в таблице серым цветом.

Возрастной спектр *P. × fennica* имеет два максимума на группе молодых генеративных и прегенеративных особей, отсутствуют только постгенеративные группы. Позиция ели устойчива и перспективна в развитии, процессы самоподдержания не нарушены. Однако в лесопарке при длительной рекреационной нагрузке ель одна из первых выпадает из состава сосновых лесов, оставаясь единично в длительно-производных липняках и сосняках в понижениях микрорельефа, что обусловлено поверхностной корневой системой и снижением содержания влаги вследствие рекреационного уплотнения почвы.

На основе анализа пространственного размещения всей совокупности особей *P. sylvestris*, без учёта онтогенетических групп, было выявлено 2 типа пространственной макроструктуры ЦП – случайный и смешанный. В 70% ЦП *P. sylvestris* пространственное распределение носит случайный характер; отмечается значимое, либо незначимое «отталкивание» в радиусе 2-5 м, переходящее в зону отсутствия взаимодействия. Поведение кривой функции Рипли можно трактовать как формирование вокруг особей сосны локусов пониженной плотности, которое на больших площадях переходит в зону отсутствия взаимодействия, т.е. в целом размещение особей случайное. В 30 % ЦП отмечается смешанный характер пространственного размещения всей совокупности особей. Первоначально пониженная плотность в микролокусах сосны с разреженным или случайным пространственным распределением спо-

способствует снижению внутривидовой конкуренции, а образование агрегаций большего радиуса (10-15 либо 25-35 м), обусловлены гетерогенностью среды.

На основе анализа поведения парной корреляционной функции (PCF) были выявлены более чёткие закономерности в пространственном распределении прегенеративных и генеративных особей в фитоценозах (Рис. 4). Для пространственного размещения генеративных особей (g1, g2, g3) *P. sylvestris* характерно 2 типа микроструктуры – «случайный» и «смешанный» (континуально-дискретный). При случайном типе размещения вокруг особи всегда отмечаются локусы пониженной плотности, близкой к 0 (значимое, либо незначимое «отталкивание»), радиусом 2-5 м, переходящие в зону отсутствия взаимодействия, характеризующуюся случайным их размещением в радиусе до 35 м (рис. 4: а, в). При смешанном типе распределения вокруг особи формируется микролокус пониженной плотности в радиусе 2-5 м (иногда до 10 м), при этом вероятность может оставаться в рамках случайного распределения, либо выходить за пределы коридора огибающих диапазон случайного распределения, свидетельствуя о выраженных процессах разреживания. На больших площадях численность особей увеличивается, и образуются крупные скопления радиусом до 15 м (иногда 25 м, рис. 4: д), распределение которых по площади носит случайный характер (рис. 4: б). Подобные агрегации встречались в пониженных участках рельефа в елово-сосновых и сосново-еловых сообществах.

Во всех сообществах, независимо от условий рельефа и природопользования, между генеративными особями *P. sylvestris* всегда формируется «зона отталкивания» – зона низкой плотности особей, способствующая снижению внутривидовой конкуренции. В тех же сообществах, где отмечается случайное размещение всей совокупности особей, зрелые и старые генеративные особи, независимо от условий природопользования, распределяются между собой только случайным образом, что встречается в 82% изученных ЦП.

На склоновых участках микрорельефа, в сухих сосняках у зрелых генеративных особей сосны отмечается смешанный тип пространственной структуры. У молодых генеративных особей смешанный тип пространственного распределения встречается чаще, процесс элиминации в результате конкурирования за свет начинается вначале генеративной стадии, с молодых **g1** сосен, образующих скопления радиусом около 10 м в 50 % изученных ЦП. Внутри скоплений вокруг молодых генеративных особей образуются микролокусы пониженной плотности радиусом 2-3 м и их размещение случайное.

Прегенеративным особям *P. sylvestris* свойственна наибольшая контактируемость, часто между разными прегенеративными группами особей почти отсутствует «зона отталкивания» (рис.4: ж-з). Прегенеративные особи *P. sylvestris* никогда не образуют разновидовых синузид с генеративными, виргинильными и имматурными особями *Picea × fennica* и *Tilia cordata*, размещающиеся относительно них случайно, либо удалены от них на расстояние до 12-15 м, что обусловлено световыми потребностями сосны (рис. 4: и).

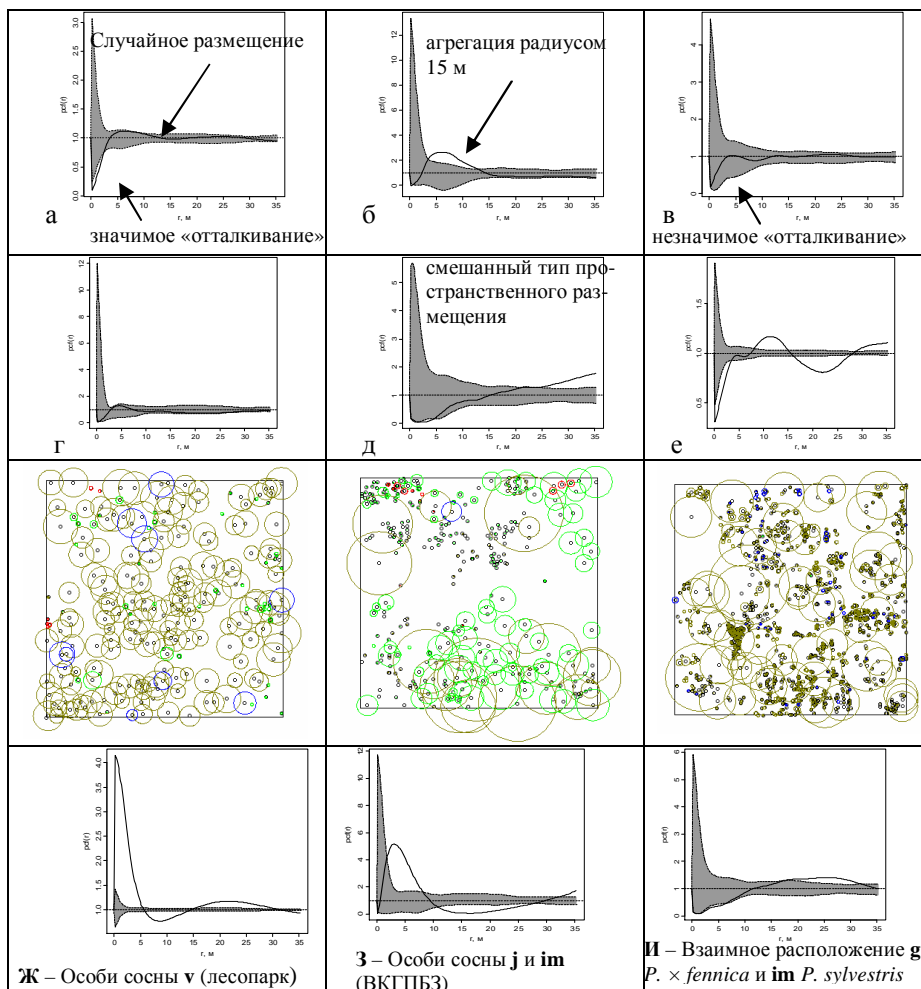


Рисунок 4 Типы поведения PCF в ЦП *Pinus sylvestris* и карты-схемы фитоценозов: 1. Сосняк бруснично-вейниково-мшистый; 2. Сосняк вейниково-ландышево-мшистый с елью; 3. Сосняк чернично-бруснично-ландышевый: «а-в» – размещение генеративных особей; «г-е» – взаимное размещение генеративных и прегенеративных особей; «ж-и» размещение прегенеративных особей; по оси «X» – метры, по оси «Y» – изменение функции; деревья выделены цветом: защитно-зелёный – сосна, зелёный – ель, красный – липа, синий – берёза

Напротив, с подростом *Betula pendula* (реже *Q. robur*) в сухих экотопах заповедника и лесопарка прегенеративные особи *P. sylvestris* часто образуют агрегации радиусом 5-8м. Взаимное размещение прегенеративных и генеративных онтогенетических групп *P. sylvestris*, как правило, чаще случайное

(рис.4: г-д). Вокруг генеративных особей сосны формируются микролокусы пониженной плотности около 5 м, обусловленные внутривидовой конкуренцией за свет. Исключение составляют, местообитания на бугристых участках рельефа, где формируются локусы повышенной плотности – разновозрастные, чаще полночленные агрегации радиусом 10-15м, повторяющиеся через 15 м (рис.4: е).

На выровненных и однородных участках иногда можно уловить образование разновозрастных, как правило, полночленных агрегаций радиусом более 35м (рис.4: д), при этом «зона отталкивания» и случайного распределения прегенеративных и генеративных онтогенетических групп *P. sylvestris*, между которыми максимально снижена внутривидовая конкуренция, будет составлять более 25м. На основе данных наблюдений можно предположить, что в этом случае, проявляются границы элементарной демографической единицы популяции *P. sylvestris*, хотя и без постгенеративных особей. В условиях бугристо-западного рельефа или рекреационно-нарушенных участков лесопарка в ЦП *P. sylvestris* при анализе всей совокупности особей выявляются ценопопуляционные локусы I порядка, радиусом 15 м – площадью 706 м². В благоприятных условиях и более выровненном рельефе размер подобных локусов *P. sylvestris* выявляется в радиусе 35м – площадью 3846 м² и более.

Успешное и устойчивое состояние популяции *P. sylvestris* характеризуется не только полночленной возрастной структурой, но и случайным характером распределения всей совокупности особей в пространстве до 15 м, и особенно зрелых генеративных групп сосны в радиусах более 25м.

На основе анализа поведения парной корреляционной функции (PCF) пространственное размещение всей совокупности особей *P. × fennica* в условиях влажных сосново-еловых с липой сообществ преобладает случайный тип пространственной структуры. В более сухих сосняках вейниковых и орляковых с елью разновозрастные особи *P. × fennica* формируют смешанный пространственный рисунок – образуются локусы повышенной плотности – агрегации I порядка радиусом 12-16м, внутри которых особи размещаются случайно в радиусе до 3 м; размещение таких агрегаций на больших площадях случайное. Размещение *P. × fennica* в большей степени, чем у *P. sylvestris* зависит от абиотических факторов среды, обусловленных мезорельефом, характеризующимся в долинно-террасовых комплексах рек, выраженной неоднородностью.

Подробный анализ пространственного размещения прегенеративных, генеративных особей *P. × fennica*, их совокупности друг с другом и разными видами деревьев проводился также как и в ЦП *P. sylvestris*. В целом *P. × fennica* чаще, чем сосна, формирует агрегации разного радиуса – 10-25 м, которым предшествует значимая либо незначимая «зона отталкивания», радиусом 2-3 м, обусловленная размерами кроны генеративных особей и её теневыносливостью и влаголюбием; увеличение размера её скоплений до 20-25 м отмечается только в понижениях мезорельефа.

Разные онтогенетические группы *P. sylvestris* и *P. × fennica* стремятся, «поделить» территорию между собой, их распределение обычно носит случайный или смешанный характер. Вокруг деревьев в радиусе 2-5 м образуются локусы пониженной плотности. То же отмечали, применяя метод картирования одновозрастных или поярусных популяционных локусов деревьев, и другие авторы (Заугольнова, 1988; Маслов, 1988; Смирнова и др., 1990; Ulanova, 2000; Eckert, 2006; Дятлов, 2007; Wiegand et al., 2007 и др.).

В целом можно отметить, что генеративные группы особей *P. sylvestris* и *P. × fennica*, как ценозообразователи хвойно-широколиственных лесов, независимо от условий природопользования, стремятся формировать равномерную пространственную структуру (случайное распределение), разграничивая ресурсы территории между собой, что отражается при пространственном анализе всей совокупности особей – случайное распределение отмечается в среднем в 70% ЦП. При этом вокруг деревьев формируется так называемая «зона отталкивания» протяженностью 2-5, либо 8-15 м. Случайное или смешанное пространственное распределение отмечено для генеративных особей.

За время наблюдений существенных изменений онтогенетической структуры ЦП *P. sylvestris* и *P. × fennica* не отмечено. Отмечались мелкомасштабные колебания численности подроста. Сосна в изученных сообществах долинно-террасовых комплексов является **К-стратегом**; ель только в ненарушенных фитоценозах заповедника остаётся виолентом, как правило, содоминантом, уступающим по биомассе и площади потенциального питания сосне, т.е. является **толерант-конкурентным видом**, в деградированных сообществах лесопарка ель полностью теряет свои **конкурентные** позиции.

В пространственном размещении особей одноствольных деревьев моноцентрической биоморфы со стратегией конкурентов или конкурент-толерантов главную роль играет внутривидовая конкуренция, определяющая преобладание в их ЦП *случайного* типа пространственной структуры; *контагиозный* и *смешанный* тип пространственного распределения возможен в прегенеративной фазе развития растений сосны и ели, что связано с характером распределения семян и наличием отдельных благоприятных участков для их произрастания в микрорельефе. С развитием растений происходит изреживание древостоя, и у генеративных особей пространственное распределение принимает случайный характер; *смешанный* тип пространственного распределения особей взрослых деревьев может проявляться только на больших территориях, и обусловлен характером мезорельефа (образование скоплений в понижениях или на буграх); сосна и ель способны образовывать скопления (синузии) с другими видами древесных растений, со схожими требованиями к фактору освещения; в долинно-террасовых комплексах рек ель, обладая меньшими свойствами эдификатора, в большей степени, чем сосна, зависит от абиотических факторов и образует более мелкие (радиусом 10-16 м) ценопопуляционные локусы I порядка.

Глава 5. Особенности пространственно-онтогенетической структуры популяций орхидных

В главе подробно рассматриваются особенности биологии и экологии орхидных. В выполненной работе используется классификация жизненных форм орхидных И.В. Татаренко (1996, 2007) и типы механизмов пространственного роста побегов, предложенные И. В. Блиновой (1995, 2009): у клубнеобразующих орхидей моноцентрической биоморфы преобладают «круговой» и «маятниковый» типы, при которых через год или 4 года особь возвращается на исходное место; у корневищных орхидей моно- и неявнополицентрической биоморф – «суммирующий» тип.

Для оценки репродуктивной активности орхидных, в 2009-2011 гг., проводился сбор плодов и определение информативных морфометрических параметров семян и зародышей для некоторых видов – *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. maculata*, *Epipactis atrorubens*, *E. hellborine*, *E. palustris*, *Platanthera bifolia*, *Herminium monorchis* и *Liparis loeselii* в разных экологических условиях. В практическом отношении наиболее важными представляются исследования морфологической структуры семян, необходимые для их идентификации в банке семян, а также посвящённые изучению числа недоразвитых семян или не имеющих зародыша в природных популяциях и их соотношения, что отмечалось в ряде исследований (Arditti et al., 1979; Rasmussen et al., 1991; Назаров, 1995; Куликов, 1995; Виноградова и др., 2003, 2007; Антипа и др., 2009; Коломейцева и др., 2005, 2012; Андропова, 1988, 2011; Хомутовский, 2011).

Процент плодозавязывания у изученных нами видов орхидных Татарстана довольно высокий – 60-80%; относительно низкий показатель плодозавязывания – 48,5% – отмечен только у *Liparis loeselii* в болотных сообществах лесостепной зоны. Во всех плодах изученных видов орхидей отмечались абортивные семена, их доля варьировала от 3 до 13%. В частности, было отмечено, что на размеры семян влияют катастрофически засушливые годы и эколого-фитоценоотические условия – во время засухи, практически у всех видов изученных орхидей уменьшались размеры семян и отмечалось более раннее их созревание (на 10-15 дней). У *C. calceolus* и *E. atrorubens* в благоприятных климатических условиях семена оказались крупнее у растений, произрастающих на склонах южной и юго-западной экспозиций, а в плодах *E. palustris* более крупные зародыши отмечались в семенах растений, произрастающих на болотах, нежели на заболоченных лугах, что подтверждено статистически.

По характеру поведения в растительных сообществах большинство орхидных являются пациентами, требующими специфических экологическо-ценотических условий. При ослаблении конкуренции и в стрессовых ситуациях иногда проявляют себя как «ложные» или «фитоценоотические» эксплоренты, за счёт высокой семенной продуктивности либо, как экотопические пациенты в условиях бедных карбонатных или солонцеватых почв. Однако,

большинство исследователей орхидных сходятся в том, что распределение питательных веществ между процессами размножения и вегетативного роста с накоплением биомассы предопределяет превалирование г-составляющей у вегетативных однолетников со стеблекорневыми тубероидами, и К-составляющей – у корневищных видов орхидей (Frank et al., 1990; Фардеева, 1997; Ишбирдин и др., 2005; Суюндуков и др., 2008; Willems et al., 2003; Vakhrameeva et al., 2008; Блинова, 2009; Ишмуратова и др., 2010). Для популяций клубнеобразующих орхидей характерны динамичные онтогенетические спектры (левосторонние и бимодальные), для корневищных – более стабильные, правосторонние. Биолого-экологические особенности обуславливают тип пространственно-онтогенетической структуры ЦП орхидных разных жизненных форм.

Для выяснения особенностей пространственно-онтогенетической структуры орхидей все местообитания, в которых проводилось изучение ЦП, были подразделены на три группы: 1 – *оптимальные*, где межвидовая конкуренция снижена из-за разреженного травостоя (для клубнеобразующих орхидей – низкотравные, иногда солонцеватые луга, опушки и лесные поляны, окраины болот, реже известняковые склоны; для корневищных – опушки, 1-ая и 2-ая ступени оползневого тела; участки, подвергшиеся недавнему низовому пожару); 2 – *пессимальные*, где в ходе демулационной сукцессии (лесо- и луговосстановления) возрастает межвидовая конкуренция с лесным или луговым разнотравьем; 3 – *пессимальные*, где в результате интенсификации антропогенных воздействий (оползни, осыпи, эрозия, пастьба, рекреация, сенокосение и т.п.) эколого-ценотические условия ухудшаются, либо кардинально изменяются. Во всех типах местообитаний коэффициент синантропизации низкий, варьирует от 0 до 8%, редко до 15%.

Особенности пространственно-онтогенетической структуры популяций орхидных с простым онтогенезом. Простой онтогенез растений осуществляется в результате семенного размножения, поэтому развитие пространственной организации вегетативного тела растения происходит по моноцентрическому типу, что характерно для клубнеобразующих орхидей, у которых вегетативное размножение с омоложением возможно только при повреждении, и в целом не ведёт к изменению моноцентрической структуры.

Базовые спектры ЦП разных видов клубнеобразующих орхидей были однотипны – левосторонние, с высокой долей прегенеративных особей, онтогенетическая структура полночленная, что позволяло провести пространственный анализ разных онтогенетических групп. Для ЦП *N. cucullata*, *D. fuchsii*, *P. bifolia*, *O. militaris*, однократно и многократно закартированных в 2004-2006 гг. на площадях 25-150 м² в различных эколого-фитоценотических условиях, рассматривалось взаимное пространственное расположение всех онтогенетических групп относительно друг друга: *j-im*, *j-v*, *j-g1*, *j-g2*, *j-s*, *im-v*, *im-g1*, *im-g2*, *im-s*, *v-g1*, *v-g2*, *g1-g2* (как правило, численности сенильных растений не хватало для статистического обсчета).

На уровне микролокусов для клубнеобразующих орхидей характерно образование выраженных скоплений – дискретных микролокусов I порядка радиусом 0,2-1,2 м; иногда более мелкие дискретные скопления растений, распределяясь случайно в радиусе 1-1,5 м, формируют крупные дискретные агрегации II-III порядков, радиусом 3-5 м. Все возможные сочетания прегенеративных групп в 100% случаев формируют скопления; генеративные особи и вся совокупность особей в 90% случаев имеют *контагиозный* тип пространственной структуры.

Особенности пространственно-онтогенетической структуры клубнеобразующих орхидей в оптимальных и пессимальных местообитаниях, динамики численности и плотности, а также размеров агрегаций выявлялись на основе анализа парной корреляционной функции (Wiegand et al., 2004, 2007).

Пространственная макроструктура клубнеобразующих орхидей в основном имеет клинально-контагиозный тип, с увеличением плотности особей по градиенту того или иного экологического фактора (влажности, либо освещённости и др.), редко отмечается случайное распределение (рис.5).

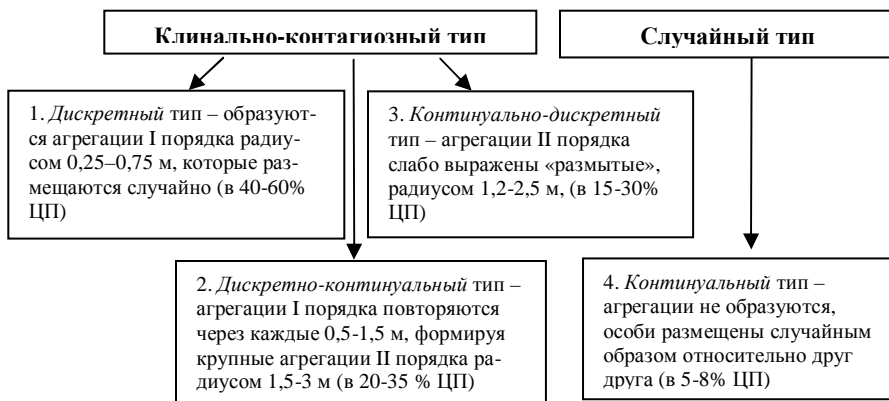


Рисунок 5. Типы пространственной структуры популяций клубнеобразующих орхидей.

Ценопопуляционные локусы в популяциях клубневых орхидей *Orchis militaris*, *Neottianthe cucullata*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. incarnata*, *D. maculata*, *Gymnadenia conopsea*, *Platanthera bifolia* чётко ограничены в пространстве в виде агрегаций I и II порядка, что является основной закономерностью их пространственно-онтогенетической структуры.

Подобный дискретно-континуальный тип микроструктуры популяций клубнеобразующих орхидей обусловлен их биологическими особенностями: симбиозом с грибами-микоризообразователями; небольшим радиусом рассеивания семян и прорастанием их только в присутствии грибов рядом с генеративными особями; небольшими размерами самих особей; маятниковым

типом нарастания подземных побегов; редким вегетативным размножением или его отсутствием. Если структура нарушается и пространственное размещение становится случайным, то можно говорить о критическом состоянии ЦП.

В оптимальных условиях для всех перечисленных видов характерно формирование агрегаций разного радиуса – от 0,45 до 0,75 м, с максимальной численностью в скоплениях 17-40 особей и средней – в 4,3-19,5 особей соответственно. Агрегации I порядка могут повторяться через каждые 0,5-1,5 м, распределяясь в пространстве случайно, формируя выраженные агрегации II порядка. В случае если между скоплениями единично или мелкими группами присутствуют 3-5 особей, то формируются невыраженные или «размытые» агрегации II порядка радиусом до 2-2,5 м, что отмечалось в ЦП *Neottianthe cucullata* и *Dactylorhiza incarnata* при инвазии видов на новое место.

В пессимальных условиях (периодическая пастьба и сенокосение, оползень, отвалы дорог, осушение) размеры агрегаций I порядка уменьшаются до 0,25-0,35 м, при этом средняя численность в этих радиусах составляет 2,5-3,4 особи, максимальная – 4-7,7 особей. Агрегации II порядка в пессимальных условиях не образуются. В совокупном размещении всех особей в ЦП *O. militaris*, *P. bifolia*, *D. fuchsii* редко образуются локусы пониженной плотности (0,5-2,3 ос./м²) – пространственное размещение становится случайным. Это отмечается во вторичных фитоценозах (*P. bifolia*), по опушкам, отвалам дорог, вдоль тропинок и просек (*O. militaris*, *P. bifolia*, *D. fuchsii*). Случайное распределение растений отмечено также в ЦП *P. bifolia*, *G. conopsea*, *D. fuchsii*, *N. cucullata* в засушливые годы, обусловленное снижением численности растений и переходом большей их части в состояние вторичного покоя.

Подробный пространственный анализ проводился также в двух ЦП *Liparis loeselii* – корневищного многолетника с надземным побеговым клубнем. Оба местообитания относятся к болотам минеротрофного типа, первое находится на охраняемой территории, второе подвергается периодическому выпасу. В оптимальных условиях гипново-травяной сластины образуется дискретно-континуальный тип микроструктуры – агрегации радиусом 0,4-0,6 м, которые на 80% состоят из прегенеративных и генеративных особей, редко только из прегенеративных особей, и распределяются случайным образом в радиусе 1-2,5 м; агрегации II порядка не образуются. В условиях выпаса численность *L. loeselii* снижается, дискретно-континуальный тип пространственно-онтогенетической структуры нарушается, размещение растений носит случайный характер, что говорит о пессимальном состоянии ЦП.

Хотя колебания численности и плотности в популяциях орхидных значительны, предполагается, что общий их характер специфичен для вида и разных видов одной биоморфы и способа размножения. Характер пространственно-онтогенетической структуры (размер, форма, степень дискретности

либо континуальности микролокусов) отражает эффективность использования природных ресурсов в разных эколого-фитоценоотических, эдафических и климатических условиях и способствует достижению популяцией оптимальной численности и плотности в этих условиях.

При анализе средних значений численности в микролокусах разного радиуса и, соответственно их площади, выявляется прямая зависимость: с увеличением радиуса площади закономерно увеличивается и численность особей, кривая численности имеет сглаженный характер. Что касается максимальных значений численности, то с увеличением радиуса площади она увеличивается скачкообразно, возникают некие устойчивые по численности структуры (рис.6).

Более чётко локализация растений, которая отражена в поведении функции Рипли и парно-корреляционной функции, проявляется, если оценивать размещение растений исходя не из их численности, а из их плотности. Для площадей разного радиуса разница абсолютных значений плотности более значительна, чем разница абсолютных значений численности. Значения плотности обратно пропорциональны величине радиуса площади.

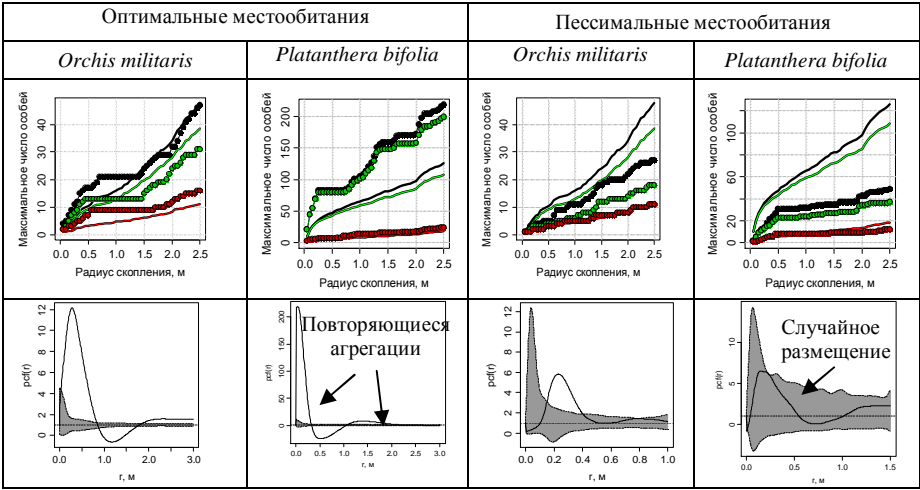


Рисунок 6. Динамика численности и поведение функции РСФ в ЦП клубневых орхидей в оптимальных и пессимальных условиях; радиусы, м. Кривые разного цвета: зелёный – прегенеративные; красный – генеративные, чёрный – все особи; толстые линии – показатели максимальной плотности в конкретных местообитаниях; тонкие линии – средняя максимальная плотность по всем изученным ценопопуляциям вида.

Некие устойчивые по численности структуры – «ступени» на кривой роста численности (рис. 6) являются ценопопуляционными локусами пониженной плотности, где размещение растений (всей совокупности особей) имеет

случайный характер. Плотность в них варьирует от 0,1 до 3,5 ос./ 1м². Напротив, резкие «подъёмы» кривой численности, соответствующие образованию локальной плотности, являются агрегациями, где на небольшой площади (0,19–1,7м², радиусом 0,25 – 0,75 м) плотность увеличивается в 3-10 раз (от 4,5 до 63,1 ос./ 1м²) по сравнению с локусами, где распределение особей случайное. Эти участки локальной плотности малых радиусов представляют собой дискретные скопления, которые далее размещаются случайно, формируя дискретно-континуальный характер пространственно-онтогенетической структуры.

Во всех случаях отмечается достоверная разница числа особей и соответственно их плотности между ЦП, произрастающими в оптимальных и пессимальных условиях (различия достоверны при $t_{\text{набл.}} > 2.0$; уровень значимости 0.90). В оптимальных условиях в локусах даже самого небольшого радиуса высокая плотность часто определяется ювенильными особями, вспышки численности которых возникают периодически.

В оптимальных местах произрастания ЦП численность и плотность растений в 2-5 раз больше, чем в пессимальных условиях. Как правило, пессимальные условия – это местообитания, в которых по каким-либо причинам увеличивается конкуренция с другими видами растений. При лимитирующем действии абиотических факторов, но благоприятных биотических условиях (отсутствие конкуренции), в ЦП отмечается высокая плотность, но сильное уменьшение размеров особей. Поливариантность вегетативных и генеративных побегов отмечалась в пессимальных местообитаниях ЦП *O. militaris*, *D. incarnata* и *P. bifolia*, когда при значительной плотности резко снижались параметры длины побегов и кисти, площади листьев и числа цветков.

В целом для пространственной структуры ЦП клубнеобразующих видов орхидей в оптимальных условиях характерен дискретный или дискретно-континуальный тип пространственной структуры с образованием агрегаций I (радиусом до 1 м) и агрегаций II-III (радиусом до 2-5 м) порядков. Агрегации имеют полночленную онтогенетическую структуру и устойчивы во времени. Пространственный «рисунок» определяется, в большей степени, генеративными особями, плотность которых достигает не менее 2-4 ос./м². Образование скоплений, в которых проявляется «эффект группы», и случайное их размещение в пространстве увеличивает конкурентноспособность растений и обеспечивает успешное существование вида в сообществе.

В пессимальных условиях у клубнеобразующих орхидей также формируется дискретная пространственная структура, но размеры агрегаций I порядка резко уменьшаются, а агрегации II порядка не образуются вовсе; при этом онтогенетический спектр агрегаций неполночленный, часто одновозрастный. Характерным является сокращение в первую очередь численности генеративных особей. С ухудшением условий произрастания и снижением плотно-

сти растений (до 0,3-0,5 ос./м²) размещение как генеративных особей, так и всей совокупности особей приобретает случайный характер, что служит индикатором угнетённого состояния ЦП клубнеобразующих орхидей.

Глава 6. Особенности пространственно-онтогенетической структуры популяций орхидных со сложным онтогенезом и неполным омоложением, на примере корневищных видов орхидей

Из изученных нами видов орхидей к моноцентрическим биоморфам относятся *Cephalanthera rubra*, *Epipactis helleborine* и *E. atrorubens* – они практически не формируют куртин и отличаются малой вегетативной подвижностью. Последний вид, по нашим наблюдениям, редко формирует рыхлые куртины и тогда представляет собой неявнополицентрическую ЖФ. К неявнополицентрическим биоморфам, имеющим сложный онтогенез с неполным омоложением, относится *C. calceolus*.

Пространственная макроструктура изученных ЦП корневищных орхидей без учёта их онтогенетических групп, как правило, относится к клинально-контагиозному типу. Кроме биологических особенностей видов (образование куртин у *C. calceolus*, реже у *E. atrorubens*, или удлинение корневища у видов рода *Epipactis* и *Cephalanthera* на склоновых участках), эта неоднородность во многом обусловлена четырьмя экологическими факторами: гравитационной подвижностью грунта, величиной его влажности, эндогенной (лесовосстановление) и экзогенной (после пожара или оползня) растительными сукцессиями фитоценоза и конкурентным давлением со стороны других видов растений.

Градиент влажности почвы создаёт клинальный рисунок неоднородности в распределении растений, выраженный в увеличении плотности особей по мере увеличения влажности грунта на устойчивых элементах оползневого склона. Низкая межвидовая конкуренция на склоновых поверхностях позволяет орхидным формировать ценопопуляционные локусы повышенной плотности – на площади 100-200м² отмечалось от 60 до 250 особей и более. Плотность скоплений корневищных орхидей, как правило, увеличивается от вершины склона к его срединной части, где на выровненных участках оползневых ступеней она максимальная; это связано с повышенной влажностью грунта и его относительной устойчивостью. В верхней части оползневого склона (надоползневой или внутреоползневой откосы) могут встречаться отдельные растения, разделённые участками нарушенного грунта. Подобное распределение растений часто отмечается и в нижней части склона, особенно если это склон берега ручья или реки, подверженный подмыву.

Повышенная частота встречаемости видов на склоновых поверхностях, в частности, на карбонатных склонах, по-видимому, связана с гравитационной подвижностью грунта, разреженностью травостоя, пониженной межвидовой

конкуренцией. На выровненных лесных территориях, с доминированием вегетивно-подвижных видов трав в условиях РТ высокую встречаемость имеет лишь *E. helleborine*, тогда как другие виды орхидей встречаются единично или рассеянно.

Особенности пространственно-онтогенетической структуры корневищных орхидей неявнополицентрической биоморфы. В процессе онтогенеза *C. calceolus*, который изучался рядом авторов (Fuller, 1955; Вахрамеева, 1987; Куль, 1988; Kull, 1999, 2006; Татаренко, 1996; Фардеева, 2000; Михальчук, 2003; Железная, 2008), в популяциях отмечаются имматурные и виргинильные растения семенного и вегетативного происхождения. В генеративной стадии корневище растений ветвится с образованием надземных побегов (от 3 до 11, иногда больше). Визуально выделялись 3 типа куртин: образованные только вегетативными побегами (kv); вегетативными и генеративными побегами (kgv); только генеративными побегами (kg). Небольшие по диаметру куртины 0,1-0,12м, состоящие из 2-3 побегов, отмечались в течение 18-20 лет на затенённых или эрозийных участках, самые крупные по диаметру (0,3-0,45 м) и по числу побегов (9-15) – на участках, подвергшихся низовым пожарам. В молодых популяциях преобладают kv- и kgv-куртины, в зрелых – kgv- и kg-куртины.

Анализ онтогенетических спектров ЦП *C. calceolus* показал, что в течение продолжительного времени (1988-2008 гг.) ЦП имели, в основном, полноценную структуру, центрированный тип спектра с преобладанием взрослых вегетативных и генеративных особей, что в целом характерно для корневищных видов со сложным онтогенезом и неполным омоложением.

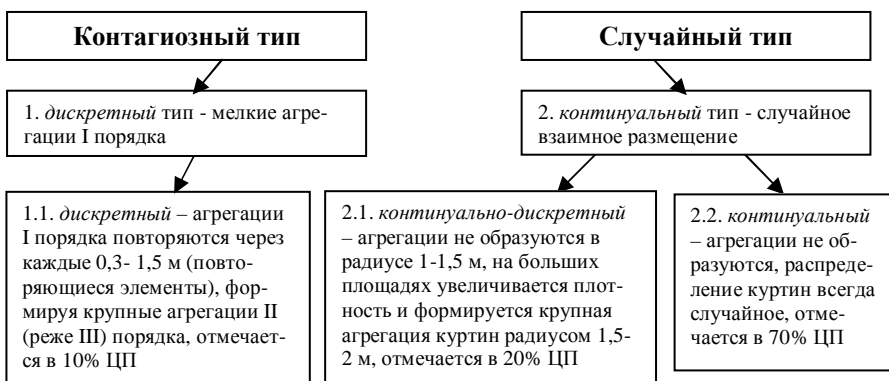


Рисунок 7. Типы пространственного распределения куртин в ЦП *Cypripedium calceolus*

Пространственный анализ ЦП проводился с учётом: только прегенеративных побегов; взаимного распределения куртин (по сути генеративных особей

приступивших к разрастанию); куртин с одиночно стоящими генеративными, либо прегенеративными побегом (рис. 7).

Изучение размещения только прегенеративных побегов (j , im , v) *C. calceolus* выявило контагиозный тип пространственного распределения и два под-типа микроструктуры – дискретно-континуальный и дискретный.

Изучение взаимного размещения куртин генеративных особей выявило преимущественно случайный тип пространственного распределения, хотя бы в радиусе около 1 м (рис. 7). При активизации оползневых процессов куртины располагаются близко друг к другу в радиусе 0,1-0,3 м, поведение РСФ фиксирует повторяющиеся элементы – микролокусы повышенной плотности I порядка (радиусом 0,35м), II порядка (0,75-1 м) и III порядка (более 2 м) (рис. 8: ж). Повторяющиеся агрегации I порядка, состоящие из 2-3 близко расположенных куртин, образуются в результате механического повреждения корневища, ведущего к партикуляции куртины, что выявлено в 10% ЦП.

В 70% изученных ЦП *C. calceolus* взаиморасположение куртин носит только *случайный* характер – в радиусах до 5 м формируются ценопопуляционные локусы пониженной плотности куртин – 0,2-1,2 шт./м² (рис.8: В). Реже, в опушечных сообществах, отмечается *смешанный* тип пространственной структуры куртин, что выявлено в 20% ЦП (рис.8: Б).

Таким образом, формирование вокруг куртин генеративных особей *C. calceolus* областей пониженной плотности на малых или незначительных расстояниях (0,1-0,3м) вызвано партикуляцией куртины, а на значительных расстояниях – до 1-1,5м – внутривидовой конкуренцией между куртинами.

Случайное размещение куртин на больших расстояниях обусловлено более или менее однородной и довольно благоприятной для вида средой. Формирование же крупных по размеру скоплений – более 5 м – вызвано мозаичностью условий местообитания, что особенно сказывается в экотонных сообществах (лесные опушки, 1-2-ая оползневые ступени склонов).

В экстремальных условиях оползневых склонов в ЦП *C. calceolus* наблюдается разрастание куртин и увеличение их числа. Можно считать, что основным механизмом устойчивости ЦП вида в условиях подвижного грунта является интенсификация вегетативного размножения и образование контагиозной пространственной структуры с близко расположенными куртинами. Напротив, на участках условно-стабильных оползневых склонов, опушечных, либо освобожденных после пожаров, взаиморасположение куртин либо однопобеговых генеративных и прегенеративных особей с куртинами имеет случайное размещение в радиусе 1 м. Это существенно снижает внутривидовую конкуренцию, способствует долгому удержанию пространства и в целом повышает устойчивость ЦП.

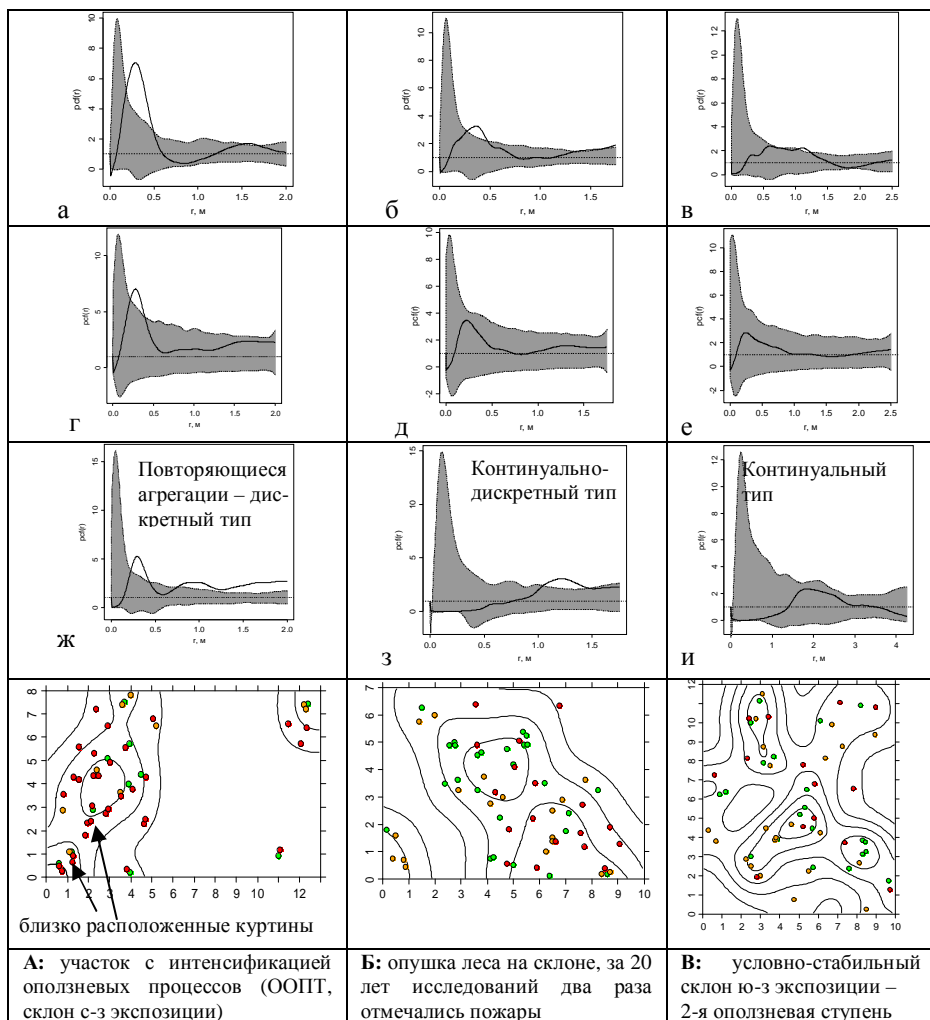


Рисунок 8. Типы поведения функции PCF в ЦП *C. calceolus* при взаиморасположении куртин (символы разного цвета: красный – куртины; жёлтый – однобогевые генеративные особи; зелёный – однобогевые прегенеративные особи); «а-в» - прегенеративные особи с куртинами; «г-е» - куртин со всеми однобогевыми особями; «ж-и» - куртин между собой

В условиях интенсивной эрозии и осыпей случайное размещение всех побегов *C. calceolus* определяется низкой их плотностью – 0,3-0,5 поб./м², снижением вегетативного нарастания корневища и отсутствием процессов образования куртин у генеративных особей. В этом случае можно говорить о не-

полном онтогенезе, нарушении процессов формирования нормальной ЖФ *C. calceolus* и угнетенном состоянии популяции.

Пространственно-онтогенетическая структура корневищных орхидей моноцентрической биоморфы. Как в оптимальных, так и пессимальных условиях в 100% изученных ЦП *E. atrorubens* и *C. rubra* взаимное распределение побегов без учёта онтогенетических групп было *случайным* в радиусе 2-2,5 м. Только в 15 % ЦП *E. helleborine* отмечалось образование агрегаций радиусом 0,75-1,2м, плотностью 6-9,5 поб./ м² на участках, подверженных рекреации в городских и пригородных парках, либо в нижней части склонов, подверженных интенсивным оползнево-осыпным процессам.

В оптимальных условиях в ЦП *E. atrorubens* отмечалось образование мелких куртин, их доля варьировала от 15 до 25% от общего числа генеративных особей, такие куртины состояли из 2-х (редко 3) генеративных, либо генеративного и взрослого вегетативного побегов. Редко, в результате ветвления корневища, отмечались два сближенных побега у *E. helleborine*, доля куртин составляла 2-8 %; в ЦП *C. rubra* куртины не отмечались.

В целом, прегенеративные особи изученных корневищных орхидей в 70% ЦП образуют скопления, а генеративные особи в 40% ЦП имеют только случайное размещение. Во взаиморасположении прегенеративных, генеративных и прегенеративных побегов, а также генеративных побегов между собой преобладает *смешанный* тип пространственной структуры. При плотности 2,5-6,5 поб./м², побеги распределяются случайно в микролокусах радиусом 0,5 м. С увеличением плотности в радиусе 1 м образуется агрегация, на больших площадях распределение таких агрегаций становится случайным, что отмечается в 40-50% ЦП. Можно сказать, что у корневищных орхидей возникают крупные разновозрастные скопления радиусом 2,5-5м, которые имеют полицентрический характер, где в оптимальных условиях внутри скоплений преобладает случайное распределение, которое диктуют генеративные особи. Наиболее значимым остаётся стремление генеративных особей *E. atrorubens*, *E. helleborine*, *C. rubra* и особенно куртин *C. calceolus* к образованию вокруг себя локусов пониженной плотности, в первом случае в радиусе до 0,5 м, во втором до 1м.

Критериями угнетённого состояния ЦП являются нарушения пространственно-онтогенетической структуры корневищных орхидей, в том случае, если формируется: 1. Контагиозный тип пространственной структуры с образованием мелких разновозрастных скоплений, либо скоплений генеративных особей или куртин, в радиусе 0,35-0,75м, обусловленный мозаичностью условий местообитания. 2. Случайное размещение прегенеративных особей; 3. Разреженное распределение генеративных особей (обусловленное нарушением ветвления корневища и отсутствием образования куртин у *C. calceolus* и *E. atrorubens*), которое возникает при общем снижении численности, плотности, особенно плотности генеративных групп.

Глава 7. Элементарная демографическая единица (ЭДЕ) в популяциях орхидных разных жизненных форм

Элементарная демографическая единица популяции (ЭДЕ) – «полночленное скопление, устойчиво существующее и обеспечивающее на занятой территории непрерывный кругооборот поколений» (Заугольнова, Смирнова 1989, 1990, 1994).

ЭДЕ клубнеобразующих видов в оптимальных для них условиях (при высокой плотности) характеризуется относительно небольшими размерами – 2,2-3,5 м², с выявлением сенильных (квазисенильных) особей до 5,9-7,3 м². В пессимальных условиях площадь ЭДЕ увеличивается. Средний и максимальный размер ЭДЕ у корневищных орхидей значительно больше, чем у клубнеобразующих, он варьирует от 5,4 до 16 м², с выявлением сенильных (квазисенильных) особей площадь ЭДЕ увеличивается до 10,1 – 16 м² (табл.3). При минимальной плотности в ЦП *E. atrorubens* и *C. rubra* на участках, подверженных оползнево-осыпным процессам, размер ЭДЕ рассчитать не удастся, т.к. онтогенетическая структура становится неполночленной.

Учётные площади исследуемых ЦП орхидей были больше размеров, рассчитанных для них площадей ЭДЕ, что в целом свидетельствует о стабильности большей части изученных популяций. Для клубнеобразующих орхидей характерен континуальный тип ЭДЕ – диффузный вариант, при котором агрегации онтогенетически однородных групп особей выражены слабо. Полночленные разновозрастные агрегации, представляющие собой дискретные ценопопуляционные локусы I и II порядков, распределяясь случайно, формируют ценопопуляционные локусы III-IV порядков, характер границ которых уже может быть континуально-дискретным или континуальным.

Особенностью ЭДЕ клубнеобразующих орхидей является стремление всех особей к агрегированию, поэтому формируется несколько (как минимум две) моноцентрических агрегации в радиусе 1-1,5 м, онтогенетический спектр которых различный (асинхронный), но в целом, на площади ЭДЕ, он является полночленным.

Для корневищных орхидей также характерен континуальный тип ЭДЕ, но он представлен двумя вариантами. В более или менее однородных условиях, при снижении межвидовой конкуренции (на условно-стабильных склоновых и выровненных участках), преобладает пятнистый вариант ЭДЕ. Он формируется как мозаика онтогенетически однородных групп особей, удалённых друг от друга в радиусе 0,25-0,5 м. В этом варианте ЭДЕ прегенеративные особи стремятся к агрегированию друг с другом в радиусе 0,5-0,75 м, образуя «пятна», среди которых генеративные особи распределяются случайным образом в радиусе 0,5-2 м. В местообитаниях, подверженных периодическим пожарам или интенсивным оползнево-осыпным процессам, выраженная гетерогенность условий приводит к формированию диффузного варианта ЭДЕ. В этом случае формируются разновозрастные, часто полночленные скопле-

ния небольшого радиуса (0,5-1м), размещение которых на больших площадях носит случайный характер, реже образуются хорошо ограниченные агрегации II порядка.

Таблица 3

Размер ЭДЕ, средняя и максимальная численность ценопопуляционных локусов разного радиуса и площади в ЦП клубнеобразующих и корневищных орхидей

Клубнеобразующие орхидеи							
Виды		<i>Orchis militaris</i>	<i>Neottianthe cucullata</i>	<i>Platanthera bifolia</i>	<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	<i>Dactylorhiza incarnata</i>	<i>Gymnadenia conopsea</i>
Размер ЭДЕ, м²	средний	2,91	2,14	2,62	3,49	3,33	2,18
	максимальный	5,95	4,37	5,46	7,36	6,82	4,34
	Диапазон ЭДЕ	0,25 – 11,1	0,21–10,3	0,17–10,9	0,35–17,8	0,5–10,9	0,25–5,5
Численность в локусах разного радиуса и площади (средняя/ максимальная в изученных ЦП)							
Радиус, м/ соответствующая ему площадь, м²	0,25/0,19	2,1/7	2,7/17	1,9/36,2	4,2/9	3,8/11	1,4/8
	0,5/0,78	4,1/21	6,9/41	3,2/47,2	5,6/12	7,5/13,6	2/14
	0,75/1,76	5,3/22	12,6/50,6	3,7/57,4	6,5/13	8,9/19,8	2,3/21
	1/3,14	6/36	17,8/87	4,2/65,4	7,4/16	15,1/27,9	3,3/30
	1,5/7,06	9,9/47	29/142	8,9/138,1	11,3/22	26,4/47,7	5,5/58
Корневищные орхидеи							
Виды		<i>Cypripedium calceolus</i>	<i>Epipactis atrorubens</i>	<i>Epipactis helleborine</i>	<i>Cephalanthera rubra</i>		
Размер ЭДЕ, м²	средний	5,44	5,99	8,95	7,11		
	максимальный	10,1	10,09	15,97	11,30		
	варьирование ЭДЕ	1,3 – 11,6	1,61 – 11,08	2,3 – 36,6	1,58 – 13,6		
Численность в локусах разного радиуса и площади (средняя/ максимальная в изученных ЦП)							
Радиус, м/ соответствующая ему площадь, м²	0,5 / 0,78	5,1/15	1,2/6	1,4/5	1,2/6		
	0,75 / 1,76	6,5/21	2/8	1,8/6	1,2/7		
	1 / 3,14	8,8/30	2,2/8	2,3/9	1,5/8		
	1,5 / 7,06	18,6/53	2,8/9	3,9/13	1,7/13		
	2,5 / 19,6	41,9/100	4,7/23	7,6/18	2,8/22		

Примечание: Разница средней и максимальной численности достоверны всегда, разница среднего и максимального размера ЭДЕ достоверна в 50% (при $t_{набл} > 2,1$; уровень значимости 0.90).

В этом варианте ЭДЕ прегенеративные и даже генеративные особи стремятся к агрегированию, обусловленному партикуляцией, что приводит к активизации внутривидовой конкуренции и постепенной элиминации ослабленных особей; очевидно, что данная ЭДЕ в популяциях корневищных орхидей является менее устойчивой.

Глава 8. Пространственно-временная динамика структуры популяций на примере разных жизненных форм орхидных и её мониторинг

Динамика *пространственно-временной* структуры ЦП рассматривается как непрерывный ряд изменений пространственно-онтогенетической структуры разных ценопопуляционных локусов в определённом масштабе пространства-времени (за календарный промежуток времени – например 5, 10, 15 лет и более) в одном и том же фитоценозе.

Динамика ЦП определяется: направленностью, длительностью, интенсивностью, масштабом, причинами временных изменений. По направлению процессов выделяют: *однонаправленные* изменения признаков ЦП – сукцессии и *обратимые*, разнонаправленные изменения – флуктуации (Динамика..., 1985).

Динамика пространственно-временной структуры в популяциях клубнеобразующих и корневищных орхидей. В ходе длительных многолетних (более 20 лет) исследований динамики популяций орхидных часто отмечались их флуктуационные изменения, вызванные климатическими факторами, особенно колебаниями температуры и суммы осадков в вегетационный период. К механизмам устойчивости популяций в условиях гетерогенной среды – существования градиента факторов (влажности, освещенности и др.) – следует отнести способность популяции занимать благоприятные для своего существования микроместообитания, условия в которых, определяются динамикой климатических факторов, абиотической среды и межвидовыми отношениями. Это отмечалось в ЦП *O. militaris* (рис.9: А), *P. bifolia*, *D. maculata*, *N. cucullata*. Направленные изменения в ЦП орхидных, которые можно назвать «сукцессиями» популяций, были вызваны как депрессивно-демутационными процессами, идущими в фитоценозах (рис.9: Б), так и катастрофическими факторами, включая и антропогенные.

Климатические условия вегетационного периода действуют на популяции разных видов орхидных неоднозначно: раннелетнецветущие орхидеи – *O. militaris* и *C. calceolus* в меньшей степени зависят от высоких летних температур: отмечается положительная корреляция высокой температуры лишь с численностью генеративных особей; снижение общей численности чаще отмечается на следующий год. Летнецветущие орхидеи – *D. maculata*, *D. incarnata*, *D. fuchsii*, *P. bifolia*, *N. cucullata*, *E. atrorubens* и *C. rubra* зависят от высоких средних температур летом в большей степени, при этом корреляция

отрицательная. Увеличение количества осадков и влажности воздуха в вегетационный период способствует повышению численности прегенеративных особей (корреляция положительная), но часто нивелируется эдафическими и орографическими факторами.

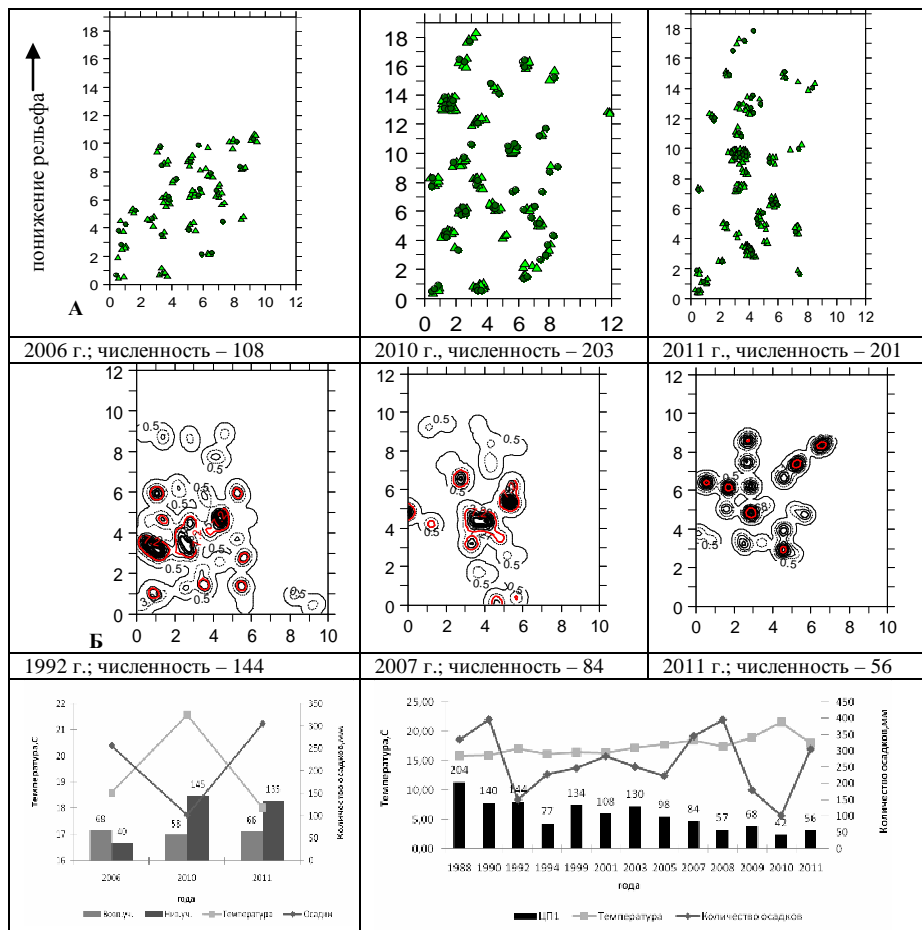


Рисунок 9 Динамика пространственной структуры и численности в ЦП *O. militaris* (А: ЦП в долине реки; на картах-схемах: треугольники – прегенеративные особи; точки – генеративные особи; Б: ЦП на зарастающей лесом опушке; на картах «популяционных полей» цифрами дается локальная плотность от 0,5 до 7,2); на гистограммах – цифрами даётся число особей.

Однонаправленная динамика, обусловленная совокупным влиянием климатических и антропогенных факторов, представлена на примере ЦП *N. sicullata* и *C. rubra* (рис. 10: А, Б).

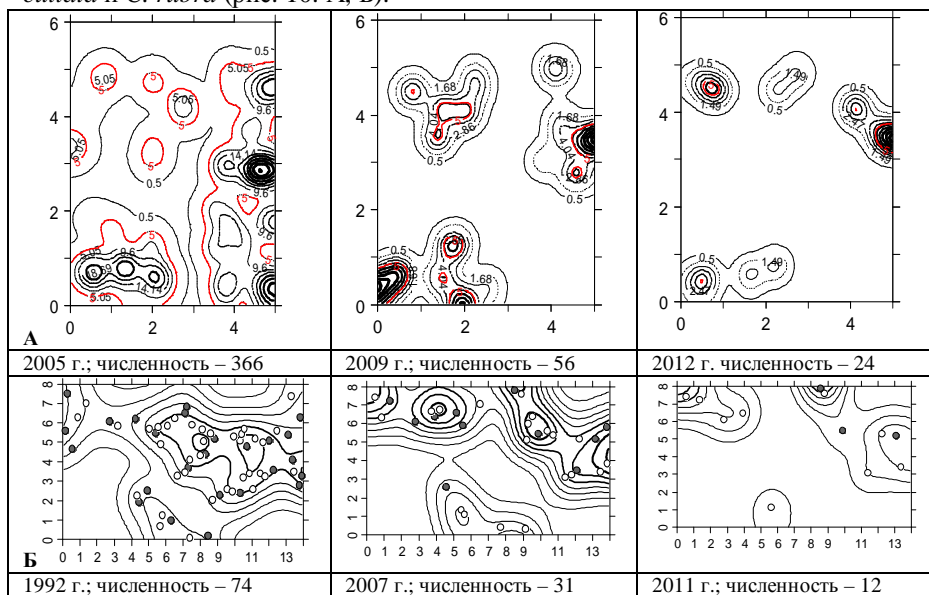


Рисунок 10. Динамика пространственной структуры: **А** – «популяционные поля» в ЦП *N. sicullata* цифрами дается локальная плотность от 0,5 до 14,1; **Б** – в ЦП *C. rubra* символы: белые точки – прегенеративные особи; чёрные – генеративные особи.

Вследствие ремонта дороги в заповеднике, участок, где произрастала ЦП *N. sicullata* разделился на два ценопопуляционных локуса (ЦП) – на бугре и отвале дороги; если в первом численность за 7 лет увеличилась, то во втором после первоначальной инвазии, резко снизилась (рис.10: А). ЦП *C. rubra*, произрастающая на участке надоползневой откоса на территории ООПТ, подвержена интенсивным оползевым, осыпным и эрозийным процессам (рис.10: Б). Изменение условий экотопа привели к нарушениям и неполноценности онтогенетической и пространственно-онтогенетической структуры, резкому снижению численности. В этих случаях в ЦП не удаётся определить размеры ЭДЕ, ценопопуляции находятся в критическом состоянии.

Самым важным для популяций клубнеобразующих орхидей является сохранение или появление в результате эндо-и экзогенных сукцессий фитоценоза экологического пространства, в котором снижены процессы межвидовой конкуренции, возникающие при незначительных и часто косвенных воздействиях (погодных, антропогенных, зоо- и фитогенных). Устойчивость определяется динамическим равновесием ЦП, обусловлена высокой семенной

продуктивностью, активизацией миграционных процессов в виде инвазии в более благоприятные микроместообитания. При резком изменении или увеличении нагрузки, способствующей активизации депрессивно-демутационных процессов в фитоценозе, орхидные исчезают одни из первых, особенно это характерно для луговых, лесо-луговых и лесо-лугово-болотных видов. Чем меньше длительность онтогенетических периодов (особенно генеративных особей) и жизненного цикла в целом, и минимальна способность омолаживаться за счёт вегетативных клонов, но максимальна за счёт семенного размножения, тем более динамична популяционная структура в пространстве и времени.

Пространственно-временная динамика корневищных орхидей отличается меньшей вариабельностью, что обусловлено более продолжительным жизненным циклом, вызванным процессами неполного омоложения растений при вегетативном размножении; неявнополицентрической биоморфой; выраженной поликарпичностью, накоплением биомассы, а также стабильностью лесных фитоценозов, где несколько замедлены сукцессионные процессы. Флюктуации численности, онтогенетической и пространственно-онтогенетической структуры ЦП корневищных орхидей в меньшей степени определяются климатическими факторами, в большей степени характеристиками и стабильностью экотопов – варьированием влажности и освещённости, зависящими от экспозиции, крутизны и стабильности склонов, а также от динамики древостоя на более или менее выровненных участках.

В целом, пространственно-онтогенетическая структура и её временная динамика в границах изучаемых ЦП остаются на протяжении длительного времени практически неизменными и относятся к консервативным признакам, способствующим поддержанию стабильности популяционной структуры в пространстве-времени в процессе сукцессий, происходящих в фитоценозах.

К внутрипопуляционным факторам регулирования устойчивости популяций орхидных в разных экологических условиях, кроме общебиологических, можно отнести также и процессы изменения структуры и контуров ценопопуляционных локусов в пространстве. Механизм пространственного перемещения микролокусов различен. Для клубнеобразующих орхидей характерно миграционное расселение за счет семенного размножения. Под «микромиграциями» в пространстве клубнеобразующих орхидных нами понимается – периодическое или непериодическое за ряд лет горизонтальное перемещение элементов популяции в направлении благоприятных мест, приуроченных к разным участкам мезо- и микрорельефа и растительных синузий. «Перемещение» локусов в пространстве ЦП корневищных орхидей, как правило, обусловлены гравитационной подвижностью грунта на оползневых, осыпных и эрозионных участках. В этом случае пространственный контур ценопопуля-

ционных локусов почти не изменяется либо они смещаются вместе с перемещающимся грунтом.

Наибольшее значение в необратимых процессах ухудшения состояния ЦП редких орхидей, вплоть до их исчезновения в течение 10 – 20 лет, имеют антропогенные сукцессии фитоценозов и растительного покрова в целом. Устойчивое состояние и дальнейшее успешное развитие ЦП орхидных отмечается только в малонарушенных местообитаниях.

Выводы

1. В основе пространственного распределения особей разных онтогенетических групп лежат особенности их жизненной формы, определяющие иерархическую структурированность популяции от микролокусов со случайным или контактиозным размещением особей (агрегаций I порядка) до агрегаций II порядка в пределах элементарных демографических единиц, возникающих в результате внутривидовой конкуренции, и агрегаций III порядка, формирующихся вследствие неоднородности микроусловий экотопа, климатических, фитоценологических, зоогенных и антропогенных факторов, усложняющих пространственную структуру ЦП на больших площадях.

2. Пространственно-онтогенетическая структура обладает широкими диагностическими возможностями и может использоваться в анализе состояния популяции. Отклонение от видоспецифичного пространственно-онтогенетического рисунка может являться показателем угнетённого состояния популяции. Для целей диагностики пространственно-онтогенетической структуры и мониторинга состояния популяций необходимо ведение электронной базы данных, накапливающей сведения по основным параметрам (численность, плотность, онтогенетические, половые, биоморфологические группы, морфометрические и др.) с учётом координатной привязки особей на стационарной площади.

3. В пространственном распределении особей одноствольных деревьев моноцентрической биоморфы со стратегией конкурентов или конкурент-толерантов (*Picea × fennica* и *Pinus sylvestris*) главная роль принадлежит внутривидовой конкуренции между зрелыми генеративными особями, определяющей преобладание случайного типа размещения. Контактный тип распределения характерен для прегенеративных особей деревьев, а смешанный – для особей взрослых деревьев, проявляющийся лишь на больших территориях в условиях неоднородного мезорельефа.

4. Для стресс-толерантных клубнеобразующих видов (*C. solida*, тубероидные орхидеи), иногда проявляющих себя и как стресс-толерант-реактивные виды, преобладает контактиозный тип пространственно-онтогенетической структуры со случайно расположенными дискретно-континуальными агрегациями I и II порядков. Контактное размещение генеративных и прегенеративных особей создаёт «эффект группы», что повышает защищённость моло-

дых особей, увеличивает конкурентоспособность растений и обеспечивает онтогенетическую полночленность ценопопуляционных локусов. Случайное распределение локусов повышенной плотности снижает конкуренцию между скоплениями. Случайный тип распределения генеративных и прегенеративных особей клубнеобразующих орхидей является показателем угнетённого состояния ценопопуляции.

5. Для конкурент-толерантных и стресс-толерантных корневищных многолетников (*A. vernalis*, короткокорневищные орхидеи) характерно случайное размещение генеративных особей на малые расстояния (от 0,5 до 1 м), независимо от зональных и экотопологических условий, и преобладание случайного и смешанного типов пространственно-онтогенетической структуры. Крупные разновозрастные скопления радиусом 2,5-5 м имеют полицентрический характер; основными центрами могут быть случайно размещённые куртины генеративных особей (*C. calceolus*, *E. atrorubens*) или скопления прегенеративных групп (*E. helleborine*, *C. rubra*). Критериями угнетённого состояния ЦП корневищных видов являются контактный тип пространственной структуры с образованием мелких разновозрастных скоплений особей или куртин и случайное размещение прегенеративных особей.

6. Для элементарной демографической единицы (ЭДЕ) клубнеобразующих орхидных характерен континуальный тип (диффузный вариант). В границах ЭДЕ полночленные разновозрастные агрегации, представляющие собой дискретные ценопопуляционные локусы I и II порядков, распределяясь случайно, формируют агрегации III-IV порядков, характер границ которых может быть континуальным и континуально-дискретным. Размер площади ЭДЕ клубнеобразующих орхидей варьирует от 4 до 7,5 м².

7. Элементарной демографической единице (ЭДЕ) корневищных орхидей свойственно 2 варианта. На условно-стабильных склоновых и выровненных участках преобладает *пятнистый вариант* ЭДЕ, который представляет собой мозаику онтогенетически однородных групп особей, удалённых друг от друга в радиусе 0,25-0,5 м. Прегенеративные особи стремятся к агрегированию друг с другом, образуя «пятна», среди которых генеративные особи распределяются случайно в радиусе до 2 м; размер площади ЭДЕ варьирует от 10,1 до 16 м². В неблагоприятных местообитаниях выраженная гетерогенность условий приводит к формированию *диффузного варианта* ЭДЕ.

8. Основа пространственного рисунка в границах ЭДЕ задаётся зрелыми генеративными особями, достигшими реализации морфогенеза структуры жизненной формы, а поливариантность численности и плотности в ценопопуляционных локусах, их размер, дискретный, либо континуальный характер определяются абиотическими факторами среды, внутривидовыми и межвидовыми отношениями растений в границах фитоценоза.

9. В диагностике состояния популяций при их мониторинге к оценочным параметрам, наряду с традиционно используемыми – численностью, плотно-

стью, онтогенетическим спектром, следует относить и тип пространственно-онтогенетической структуры, площадь ЭДЕ, характер динамики пространственно-временного рисунка, обусловленные стратегией и жизненной формой растений. Если для количественных параметров характерны частые флуктуации, то консервативные пространственно-онтогенетические признаки резко изменяются только при значительных нарушениях сообщества, ведущих к исчезновению популяции.

10. Динамика пространственного рисунка клубнеобразующих видов обусловлена «миграциями» особей в благоприятные микролокусы и является естественным компенсаторным механизмом, обеспеченным высокой семенной продуктивностью и поддерживающим динамическое равновесие популяций клубнеобразующих орхидей; для корневищных видов динамика пространственного рисунка стабильная; механизм устойчивости является активизация вегетативного и семенного способов размножения;

11. В многолетних рядах наблюдений (18-23 года) разнонаправленная флуктуационная динамика популяций орхидей определяется изменчивостью климатических факторов, что, в большей степени, характерно для популяций клубнеобразующих орхидей, проявляющих черты г-стратегии. Однонаправленная динамика популяций орхидей, определяемая демулационно-дегрессивными процессами в фитоценозах, в большей степени, характерна для корневищных видов, что связано с изменением их конкурентоспособности в ходе сукцессионных изменений.

Список основных публикаций по теме диссертации

Коллективные монографии

1. Рогова Т.В., **Фардеева М.Б.** Сем. Орхидные – Orchidaceae // Красная Книга Республики Татарстан. Казань: изд-во «Идель-Пресс», 1996. – С. 307 - 325.
2. Прохоров В.Е., **Фардеева М.Б.** Общая характеристика наземной растительности города и его рекреационной зоны (на примере лесопарка "Лебяжье") // Экология города Казани. Казань: АН РТ, 2005. – С. 148-158.
3. Фардеева М.Б. Сем. Орхидные – Orchidaceae; сем. Лютиковые – Ranunculaceae; сем. Фиалковые – Violaceae // Красная Книга Республики Татарстан. Казань: изд-во «Идель-Пресс», 2006. – С. 514-550; С. 596-606; С. 627-630.

Статьи в журналах, из перечня научных изданий, рекомендованных ВАК

4. Fardeeva M.B., Chizhikova N.A., Korchebokova O.V. Age and spatial population dynamics of tuberous orchids // Вестник Тверского гос. ун-та (серия Биология и экология). № 8 (36). 2007. – С. 172-177.
5. Прохоров В.Е., **Фардеева М.Б.** Пространственное моделирование потенциальных местообитаний *Cypripedium calceolus* L. на территории Республики Татарстан // Вестник Тверского гос. ун-та (серия Биология и экология) № 8 (36), Тверь, 2007. – С.89-93.
6. Фардеева М.Б., Исламова Г.Р. Особенности популяционной организации древесных видов хвойно-широколиственных лесов // Вестник Татарского государственного гуманитарно-педагогического университета, 2007. № 9-10. – С.112-121.

7. Фардеева М.Б., Исламова Г.Р., Чижикова Н.А. Анализ пространственно-возрастной структуры растений на основе информационно-статистических подходов // Ученые записки Казанского гос. ун-та. Серия: Естеств. науки. 2008. Т. 150. № 4. – С. 226-240.
 8. Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Бирючевская Н.В., Рогова Т.В., Савельев А.А. Математические подходы к анализу пространственно-возрастной структуры популяций дерновинных видов трав // Экология. 2009. № 4. – С. 249-257.
 9. Фардеева М.Б., Саидова Н.В. Жизненность и виталитетная структура ценопопуляций *Adonis vernalis* (*Ranunculaceae*) в различных зональных условиях Республики Татарстан // Растительные ресурсы, 2010. Вып. 1. – С.17-26.
 10. Фардеева М.Б., Чижикова Н.А., Красильникова О.В. Многолетняя динамика онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. // Ученые записки Казанского гос. ун-та. Серия: Естеств. науки. 2010. Т.152. Кн. 3. – С. 159-173.
 11. Кожевникова М.В., **Фардеева М.Б.**, Муглиев Б.И. Фитоиндикация оползневых смещений при мониторинге экзогенных процессов // Геоэкология. Инженерная геология. Гидрология. Геокриология, 2010. №2. – С. 171-177.
 12. Фардеева М.Б., Лукоянова С.В. Виталитетная структура и различные подходы к ее изучению на примере *Cypripedium calceolus* L. // Вестник Татарского гос. гуманитарно-педагогического ун-та 2(24), 2011. – С.60-66.
 13. Фардеева М.Б., Гиниятуллина Л.Я. Жизненность и состояние ценопопуляций *Corydalis solida* (L.) Clairv. в зоне хвойно-широколиственных лесов // Ученые записки Казанского гос.ун-та. Серия Естеств. науки. 2012. Т. 154. Кн.1. – С. 165-176.
 14. Фардеева М.Б., Рогова Т.В. Методы изучения пространственно-возрастной структуры популяций растений // Растительные ресурсы, 2012. Т. 48, вып. 4. – С. 597-613.
 15. Фардеева М.Б., Шафигуллина Н.Р. Особенности экологии и популяционной структуры *Liparis loeselii* (L.) Rich. и *Herminium monorchis* (L.) R. Br. (Orchidaceae) на территории Татарстана // Ученые записки Казанского гос. ун-та. Серия Естеств. науки. Казань, 2013. Т. 155. Кн.1. – С. 135-147.
 16. Фардеева М.Б. Многолетняя динамика пространственно-временной структуры популяций *Orchis militaris* L. (Orchidaceae Juss.) // Известия Самарского научного центра РАН, 2013. Т. 15. № 3(1). С. 352-357.
- Статьи и тезисы докладов в других изданиях**
17. Фардеева М.Б. Состояние ценопопуляций редких видов орхидных на ООПТ // Особо-охраняемые территории РТ (Сб. Мат. респ. конф.) Казань, 1995. – С.76-77.
 18. Фардеева М.Б. Динамика возрастной структуры ценопопуляций редких видов орхидных в условиях антропогенного воздействия // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг (Тезисы докладов 5-ой науч. конф. памяти А.А. Уранова). Кострома, 1996. – С.25-27.
 19. Фардеева М.Б., Рогова Т.В. Методы и критерии оценки состояния популяций редких видов орхидных РТ, на примере ЦП *Cypripedium calceolus* L. // Мониторинг. 1998. №3. – С.36-42.
 20. Фардеева М.Б., Мелехова И.С. Особенности анатомической структуры орхидных и ее изменения в ходе онтогенеза, на примере *Dactylorhiza maculata* // Бюллетень Ботанического сада им. И.С. Косенко. Краснодар, 1998. №7. – С. 167-170.
 21. Фардеева М.Б. Онтогенез башмачка настоящего (*Cypripedium calceolus* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. Т. 3. – С. 114-120.

22. Фардеева М.Б. Онтогенез дремлика темно-красного (*Epipactis atrorubens* (Hoffm.ex Bernh.)) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. Т. 3. – С. 134-139.
23. Фардеева М.Б. Онтогенез ятрышника шлемоносного (*Orchis militaris* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2002. Т. 3. – С. 237-242.
24. Фардеева М.Б., Бирючевская Н.В. Изучение организации популяций адониса весеннего (*Adonis vernalis* L.) в различных зональных условиях РТ // Экологические, морфофизиологические особенности и современные методы исследования живых систем (Сб. мат.). Казань, 2003. – С. 73-79.
25. Фардеева М.Б. Кожевникова М.В. Методы картографирования для изучения популяций редких видов растений // 7-ой Всероссийский популяционный семинар (Сб.тр.). Сыктывкар, 2004. Ч. 1. – С. 220-222.
26. Фардеева М.Б. Онтогенез тайника яйцевидного (*Listera ovata* (L.) R.Br.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. Т. 4. – С. 121-126.
27. Фардеева М.Б. Онтогенез дремлика широколистленного (*Epipactis helleborine* (L.) Crantz) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. Т. 4. С. 169-174.
28. Фардеева М.Б. Онтогенез пыльцеголовника красного (*Cephalanthera rubra* (L.) Rich.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. Т. 4. – С. 186-191.
29. Фардеева М.Б. Экологический анализ флоры сем. Орхидных Татарстана // Принципы и способы сохранения биоразнообразия (Матер. 2-ой Всероссийской науч. конф.). Йошкар-Ола, 2006. Ч.1. – С. 51-53.
30. Фардеева М.Б. К изучению популяции *Liparis loeselii* (L) на территории РТ // Матер. международной конференции, посвященной 200-летию казанской ботанической школы. Казань, 2006. – С. 125-128.
31. Chizhikova N. A., **Fardeeva M.B.**, Rogova T. V. & Saveliev A. A. Using of data bases and digital maps of species for investigations of distribution patterns at the local scale // 17th International Workshop European Vegetation Survey. Using phytosociological data to address ecological questions. 2008, Masaryk University Brno, Czech Republic, 2008. – PP. 22.
32. Рогова Т.В., Прохоров В.Е., **Фардеева М.Б.**, Шайхутдинова Г.А. Атлас сосудистых растений Татарстана. – Казань: изд-во «Идел-Пресс», 2008. – 304 с.
33. Фардеева М.Б., Исламова Г.Р., Мухаметгалиева Л.Я. Особенности пространственной популяционной структуры хохлатки луковичной (*Corydalis bulbosa* (L.) DC) в зоне хвойно-широколиственных лесов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия (Матер. III Всерос. науч. конф.). Пушино, 2008. – С. 380-382.
34. Чижикина Н.А., **Фардеева М.Б.**, Александрова С.В. Изучение пространственной структуры ценопопуляций разных жизненных форм с помощью точечных распределений // Математическое моделирование в экологии (Тр. Национ. конф. с между. уч.). Пушино, 2009. – С.300-301.
35. Фардеева М.Б. Поливариантность популяционной организации башмачка настоящего (*Cypripedium calceolus* L.) в условиях разной экспозиции склонов // Матер. Всероссийской науч.-практ. конф. «Инновационные подходы к естественнонаучным исследованиям и образованию». Казань, 2009. – С.389-395.
36. Фардеева М.Б., Исламова Г.Р. К изучению пространственной структуры черники (*Vaccinium myrtillus* L.) // Тр. Всерос. конф. с между. уч. «Окружающая среда и устой-

чивое развитие регионов: новые методы и технологии исследований». Казань, 2009. – С.307-312.

37. Фардеева М.Б., Прохоров В.Е. Полевая практика по ботанике с основами экологии (учебное пособие). Казань: КГУ, 2009. – 166 с.
38. Фардеева М.Б., Чижилова Н.А., Красильникова О.В. Особенности пространственно-возрастной структуры корневищных орхидей в условиях антропогенного воздействия // V Любимцевские чтения: «Теоретические проблемы экологии и эволюции; Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы». Тольятти, 2010. – С. 195- 201.
39. Фардеева М.Б. Особенности пространственно-возрастной структуры популяций растений разных жизненных форм // Принципы и способы сохранения биоразнообразия (Мат. IV Всеросс. конф. с межд. уч.). Йошкар-Ола, 2010. – С. 287- 291.
40. Мавлюдова Л.У., **Фардеева М.Б.** Систематика высших растений (учебно-методическое пособие). Казань, 2011. – 177 с.
41. Фардеева М.Б. Онтогенез липариса Лозеля (*Liparis loeselii* (L.) Rich.) // Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2011. – С.188-192.
42. Фардеева М.Б., Измайлова К.Н., Бакин О.В. Структура гибридных популяций *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s.l. на юге лесной зоны // Охрана и культивирование орхидей (Матер. IX Междун. конф.) М.: КМК, 2011. – С. 436-441.
43. Фардеева М.Б., Чижилова Н.А. Пространственно-возрастная динамика популяций корневищных орхидей // Охрана и культивирование орхидей (Матер. IX Междун. конф.) М.: КМК, 2011. – С. 442-447.
44. Фардеева М.Б., Чижилова Н.А. Динамика популяционной структуры *Orchis militaris* L. // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий (Матер. Всеросс. конф. с междун. уч.). Екатеринбург, 2012. – С.173-175.
45. Фардеева М.Б. Орхидные города Казани // Красная книга Волжского бассейна: флористические раритеты (II-ая Всеросс. науч. конф.). – Тольятти, 2012.– С.264-269.
46. Бакин О.В., **Фардеева М.Б.** К вопросу о «кальцефильности» наших орхидей и некоторых других растений // Ботанические заметки. Казань, 2012. №3. – С. 12-16.
47. Фардеева М.Б., Рогова Т.В. Распространение инвазионных видов на территории Волжско-Камского заповедника // Тр. XIII съезда Русского Ботанического общества и конф. "Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна". Тольятти, 2013. Т 2. – С. 78-80.
48. Фардеева М.Б., Мракова А.В. Особенности динамики популяционной структуры деревьев в процессе лесовосстановления оползневых склонов // Тр. II Всеросс. науч. конф. с междун. уч. «Окружающая среда и устойчивое развитие регионов». Казань, 2013. – С. 382-384.